АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

11

НОЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 55 (1970) № 11

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashov*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1,
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*
Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Н. Атлас*, *Н. П. Кизим* и *Э. Н. Липпа*

Сдано в набор 11/VIII 1970 г. Подписано к печати 4/XI 1970 г. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$. Бум. л. $5^{1}/_{4}$. Печ. л. 10+4 вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.) = 14.7 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.44. Тип. зак. 1152. М-10482. Тираж 2526.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 11

УДК 581.33 : 582.951.4

И. Д. Романов

ДВИЖЕНИЯ ЯДЕР ПРИ РАЗВИТИИ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *SOLANUM VIRGULTORUM* (BITT.) CARD. ET HAWKES

С 1 таблицей рисунков

I. D. ROMANOV. THE MOVEMENTS OF NUCLEI IN THE COURSE OF DEVELOPMENT OF THE EMBRYOSAC IN *SOLANUM VIRGULTORUM* (BITT.) CARD. ET HAWKES

В двухъядерных зародышевых мешках *S. virgultorum* исследовались движения ядер, обусловливающие их дефинитивное положение у полюсов зародышевого мешка. В одноядерных зародышевых мешках большая часть их объема занята центральной вакуолей, а ядро находится в скоплении цитоплазмы у стенки зародышевого мешка. Это скопление цитоплазмы с ядром может иметь разное положение: около верхнего конца—I, у середины—II или около нижнего конца—III зародышевого мешка. Сразу после телофазы первого митоза наблюдались те же три случая исходного положения ядер двухъядерного зародышевого мешка. Особенности последующего движения каждого из этих ядер зависят от их исходного положения. В случаях I и II одно ядро быстро доходит до вершины зародышевого мешка, а другое постепенно передвигается вниз и останавливается на некотором расстоянии от нижнего конца его. В случае III одно из ядер остается на месте и лишь другое движется вверх до вершины зародышевого мешка. Каждое ядро всегда перемещается вместе с окружающим его скоплением цитоплазмы, движение которой и является причиной движения ядра. Распределение ядер по полюсам зародышевого мешка обусловлено соответствующим распределением цитоплазмы и не может быть объяснено их взаимным отталкиванием.

В процессе развития зародышевого мешка весьма существенное значение имеет распределение ядер, которое обусловливает число и расположение периферических клеточных групп в зрелом зародышевом мешке, т. е. главную особенность его организации. Так, например, при развитии зародышевого мешка нормального (*Polygonum*) типа два ядра, образовавшиеся в результате первого митоза, расходятся к концам, т. е. к полюсам зародышевого мешка; вследствие такого их распределения готовый зародышевый мешок имеет две клеточные группы (яйцевой аппарат и антиподы), расположенные у его полюсов. Также и у остальных типов развития зародышевого мешка покрытосеменных определенное дефинитивное распределение ядер является одним из характерных признаков каждого типа. В целом вопрос о значении дефинитивного распределения ядер в процессе развития зародышевого мешка в настоящее время можно считать достаточно ясным (Романов, 1968).

Следующий вопрос, который возникает при исследовании закономерностей развития зародышевого мешка — это причины дефинитивного распределения ядер. Первым шагом при решении этого вопроса является исследование течения самого процесса распределения ядер, т. е. прежде всего детальное наблюдение движений ядер, в результате которых осуществляется их дефинитивное распределение. Точных данных такого рода пока накоплено очень мало, а в отношении самого обычного у покрытосеменных и многократно исследовавшегося зародышевого мешка нормального типа этих данных (насколько нам известно) вообще нет.

Настоящая работа содержит изложение наших наблюдений над процессом распределения ядер в зародышевых мешках дикого вида картофеля *Solanum virgultorum*. Развитие зародышевого мешка у этого вида по обычной программе было исследовано И. Н. Орловой (1965). Ею установлено, что оно протекает по нормальному типу. При дальнейшем просмотре препаратов, на которых было проведено это исследование, оказалось, что они содержат значительное количество картин различных моментов движения ядер двухъядерных мешков от их образования до дефинитивного распределения. Эти картины и послужили материалом для настоящей работы. Упомянутые препараты были сделаны по обычной цитологической методике: фиксация завязей производилась в смеси Карнуа, срезы окрашивалсь гематоксилином Эрлиха с подкраской эозином.

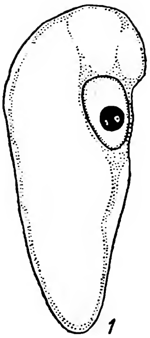
Результаты

В зародышевый мешок развивается нижняя макроспора линейной тетрады. После исчезновения остатков дегенерировавших верхних макроспор бо́льшую часть пространства в одноядерных зародышевых мешках занимает центральная вакуоля. Цитоплазма образует тонкий постенный слой, к которому принадлежит и местное скопление ее. В этом скоплении находится относительно крупное ядро (см. таблицу, *1*, *2*, *5*). Обычно от этого скопления отходят цитоплазматические тяжи, пересекающие вакуолю (*1*,*2*). На некоторых срезах, там, где ядро лежит близ стенки зародышевого мешка, обращенной к наблюдателю (или у противоположной стенки), кажется, что ядро «подвешено» на цитоплазменных тяжах посередине центральной вакуоли. На самом деле ядро всегда находится в постенном слое цитоплазмы. В развившихся, близких к началу первого митоза одноядерных зародышевых мешках (их изучено 28) скопление цитоплазмы с ядром может иметь разное положение: оно может находиться или около верхнего (микропилярного) конца, или посередине зародышевого мешка, или около его нижнего (халазального) конца. Понятно, что эти три случая связаны переходными, но различение их облегчается относительно большими размерами ядра. В дальнейшем для краткости мы будем обозначать их как верхнее (*1*, *2*), серединное и нижнее (*5*) положение ядра.

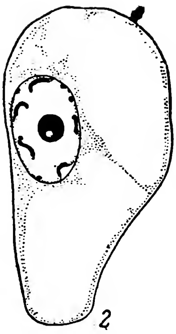
В случае верхнего положения ядра в одноядерных зародышевых мешках наблюдались несколько раз профазы (*2*) и один раз анафаза первого митоза. Далее наблюдался двухъядерный зародышевый мешок вскоре после телофазы этого митоза (*3*). Эти картины показывают, что ядро делится, не меняя своего положения, и веретено фигуры деления ориентируется по продольной оси зародышевого мешка. Очевидно, что зародышевый мешок, изображенный на фиг. *4*, представляет собой результат дальнейшего развития зародышевого мешка, показанного на фиг. *3*. Двухъядерные зародышевые мешки, с таким же расположением ядер как на фиг. *4*, встречались часто и отличались лишь различным расстоянием между ядрами. Из сопоставления всех этих картин следует, что дочерние ядра, образовавшиеся в результате первого митоза, расходятся (*3*), причем верхнее из них раньше завершает свое движение, достигнув вершины зародышевого мешка. Нижнее же ядро после этого (*4*) продолжает двигаться вместе с окружающим его скоплением цитоплазмы вдоль стенки зародышевого мешка по направлению к его нижнему концу.

Таблица

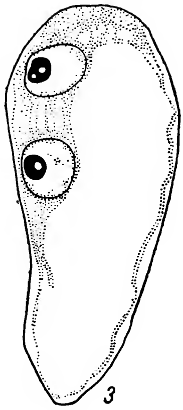
1 — одноядерный зародышевый мешок с ядром, расположенным около его верхнего конца; *2* — то же, ядро в профазе первого митоза; *3* — двухъядерный зародышевый мешок вскоре после телофазы первого митоза; начало расхождения ядер; *4* — двухъядерный зародышевый мешок; одно из ядер уже достигло его вершины, другое на пути к его нижнему концу; *5* — одноядерный зародышевый мешок с ядром близ нижнего его конца; *6* — двухъядерный зародышевый мешок с низким положением ядер вскоре после первого митоза; *7* — двухъядерный зародышевый мешок; ядра находятся на противоположных сторонах его (ядро, лежащее глубже, нарисовано более светлым); *8* — двухъядерный зародышевый мешок: нижнее ядро осталось на месте образования, а верхнее движется к вершине его; *9* — двухъядерный зародышевый мешок с дефинитивным распределением ядер; *10* — четырехъядерный зародышевый мешок вскоре после образования.



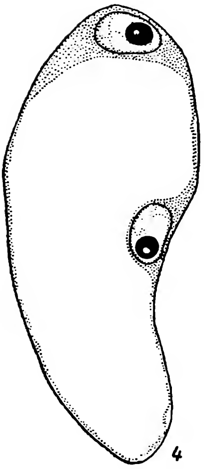
1



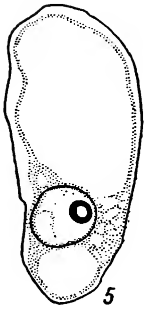
2



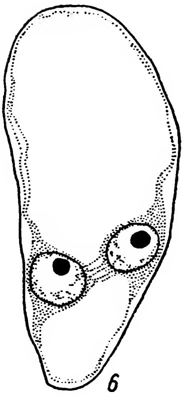
3



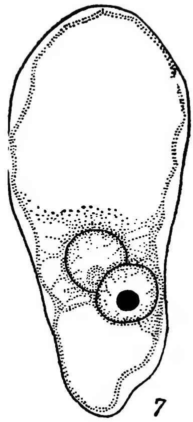
4



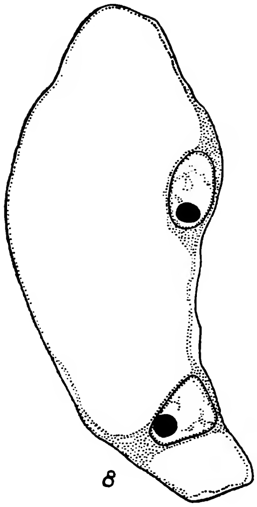
5



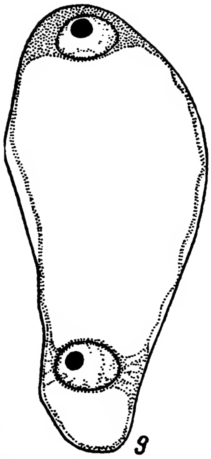
6



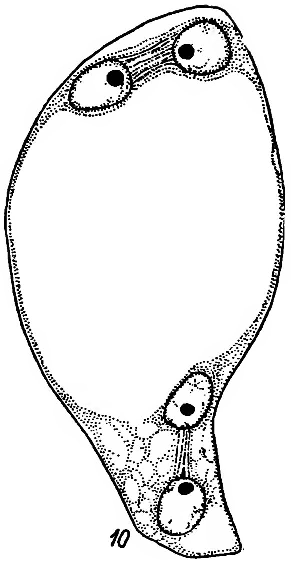
7



8



9



10

Следует подчеркнуть, что оно никогда не доходит до самого нижнего конца, а останавливается на некотором расстоянии от него (*9*). Нижнее скопление цитоплазмы перемещается в этом случае к нижнему концу зародышевого мешка вместе с нижним ядром.

В случае серединного положения ядра в одноядерном зародышевом мешке движения его дочерних ядер весьма сходны с теми, которые характерны для них при верхнем положении ядра: после того как верхнее из дочерних ядер достигает вершины зародышевого мешка картины дальнейшего развития в обоих случаях неразличимы.

В случае нижнего положения ядра одноядерные зародышевые мешки часто имеют вид, изображенный на фиг. *5*. Здесь кажется, что ядро находится в цитоплазменной перемычке, перегораживающей зародышевый мешок. Однако внимательное наблюдение показывает, что ядро лежит в постенном скоплении цитоплазмы, под которым находится нижний конец центральной вакуоли. В описываемом случае картин первого митоза не наблюдалось. Однако изображенная на фиг. *6* картина двухъядерного зародышевого мешка вскоре после телофазы этого митоза показывает, что ориентировка веретена была косой, так что дочерние ядра оказались почти на противоположных сторонах зародышевого мешка. В дальнейшем, при расхождении ядер, остаток фрагмопласта между ними исчезает и они действительно могут оказаться на противоположных сторонах зародышевого мешка; в этом случае между ними находится центральная вакуоля (*7*). Фиг. *8* изображает дальнейший этап расхождения ядер при низком положении их материнского ядра: нижнее ядро остается, очевидно, на месте своего образования, а верхнее движется вдоль стенки зародышевого мешка к его верхнему концу. Каждое из этих ядер находится в скоплении цитоплазмы; нижнее скопление имеет вид цитоплазматической перемычки, под которой расположена часть центральной вакуоли, продолжающейся до самого нижнего конца зародышевого мешка. Зародышевые мешки с подобным расположением ядер, отличавшиеся друг от друга лишь различным расстоянием между ними, встречались довольно часто. В некоторых случаях от верхнего скопления цитоплазмы отходят цитоплазматические тяжи, пересекающие центральную вакуолю. Сопоставление всех наблюдавшихся картин показывает, что в случае образования ядер двухъядерного зародышевого мешка близ нижнего конца его одно из ядер остается на месте образования или совершает незначительное движение, которое трудно уловить, и лишь другое ядро движется вместе с окружающим его скоплением цитоплазмы к верхнему концу зародышевого мешка. Дефинитивное распределение ядер осуществляется, когда это ядро достигает вершины зародышевого мешка (*9*).

Двухъядерные зародышевые мешки с дефинитивным биполярным распределением ядер характеризуются таким же биполярным распределением цитоплазматических скоплений, в которых находятся ядра. Несомненно, что в этих скоплениях происходит новообразование некоторого количества цитоплазмы. Вершина зародышевого мешка заполнена скоплением плотной цитоплазмы, в котором лежит верхнее ядро, часто прижатое к его оболочке. Нижнее скопление цитоплазмы располагается на некотором расстоянии от нижнего конца зародышевого мешка, чем определяется и соответственное положение нижнего ядра. В одних случаях это скопление представляет собой цитоплазматическую перемычку, отделяющую от центральной вакуоли небольшую вакуолю, находящуюся в нижнем конце зародышевого мешка. Цитоплазма этого скопления, по-видимому, мелко вакуолизована и поэтому представляется более рыхлой. В других случаях нижнее скопление является пристенным и тогда центральная вакуоля простирается до нижнего конца зародышевого мешка. По-видимому, в этих случаях нижнее скопление цитоплазмы вместе с ядром мигрировало из верхней части или от середины зародышевого мешка.

В четырехъядерных зародышевых мешках характер нижнего цитоплазматического скопления также различен. Оно может иметь вид четкой перемычки, отделяющей относительно крупную нижнюю вакуолю. В этой перемычке веретено при втором митозе ориентируется поперечно и образовавшиеся два ядра лежат рядом. В других случаях нижний конец зародышевого мешка в большей или меньшей степени заполняется цитоплазмой, так что нижняя вакуоля имеет меньшую величину или даже вовсе отсутствует. В этих случаях ось фигуры деления ориентируется продольно и ядра располагаются одно над другим (*10*). Верхняя пара ядер четырехъядерного зародышевого мешка располагается у его вершины более или менее симметрично по отношению к его продольной оси (*10*) или в некоторых случаях оказывается смещенной в сторону, так что одно из ядер лежит у боковой стенки зародышевого мешка.

Обсуждение

Для суждения о причинах биполярного дефинитивного распределения ядер в зародышевом мешке *Solanum virgultorum* существенное значение имеют следующие особенности этого процесса. Ядро одноядерного зародышевого мешка, митотический аппарат первого митоза и дочерние ядра, пока между ними есть фрагмопласт, находятся в скоплении цитоплазмы, принадлежащем к ее постенному слою. При исчезновении фрагмопласта это скопление разделяется на два, каждое из которых окружает дочернее ядро. Расхождение этих скоплений цитоплазмы вместе с заключенными в них ядрами и приводит к дефинитивному распределению последних в двухъядерном зародышевом мешке. Осуществляется ли это расхождение благодаря движению обоих скоплений или лишь одного из них, а также особенности пути каждого из них — все это зависит от места, с которого начинается расхождение. Когда исходное скопление находится около вершины или посередине постенного слоя цитоплазмы зародышевого мешка, то после его разделения верхнее скопление вместе с верхним ядром движется к вершине зародышевого мешка и быстрее достигает ее, чем нижнее, которое позднее доставляет нижнее ядро к его дефинитивному месту около нижнего конца зародышевого мешка. Когда первоначальное скопление цитоплазмы располагается около нижнего конца зародышевого мешка, оно оказывается вблизи от дефинитивного места нижнего ядра. В этом случае скопление цитоплазмы, содержащее нижнее ядро, не движется и только скопление с верхним ядром проходит весь длинный путь до вершины зародышевого мешка. В целом пути, проходимые скоплениями цитоплазмы вместе с ядрами, отнюдь не прямолинейные, а довольно сложные; они следуют за изгибами контуров зародышевого мешка и иногда проходят по его противоположным сторонам.

Таким образом, причиной движения ядер в зародышевом мешке являются движения масс цитоплазмы, в которых находятся ядра. Эти движения цитоплазмы закономерны и завершаются ее распределением по концам зародышевого мешка, чем обусловливается такое же распределение ядер. Биполярное распределение цитоплазмы, характерное для зародышевого мешка нормального типа, осуществляется на вполне определенной фазе его развития, т. е. после первого митоза в двухъядерном зародышевом мешке. После того как распределение цитоплазмы закончилось, в двухъядерном зародышевом мешке и на протяжении всех последующих фаз развития никакого перемещения скоплений цитоплазмы не происходит, а поэтому не наблюдается и движения ядер: каждое ядро на своем дефинитивном месте в результате двух последовательных синхронных митозов образует четверку ядер.

Движения цитоплазмы обусловлены действием сил, возникающих в ней самой (Камия, 1962). Известно также, что в движение цитоплазмы могут вовлекаться и ядра. В качестве единственного примера активного движения ядер приводятся движения генеративной клетки (бо́льшая часть массы которой составляет ядро) и спермиев в пыльцевых трубках и в зародышевом мешке (Küster, 1956). Однако такое толкование перемещения этих элементов оспаривалось, а М. С. Навашин (1968) привел весьма убедительные доказательства того, что генеративная клетка в пыльцевой трубке пассивно движется током цитоплазмы, направленным к концу трубки. По нашим наблюдениям (Романов, 1966), закономерные движения ядра одноядерных микроспор, вегетативного ядра и генеративной клетки в развивающихся пыльцевых зернах злаков обусловлены соответственно направленными перемещениями окружающих их скоплений цитоплазмы. Вероятно, что закономерные перемещения масс цитоплазмы, обусловливающие определенное положение ядра в клетке или определенное распределение ядер в ценоците, представляют собой явления несколько иного порядка, чем те, которые обычно имеются в виду, когда речь идет о движении протоплазмы. Очевидно, однако, что и при этих перемещениях обусловливающие их движущие силы возникают в самой цитоплазме. Причины закономерного характера этих перемещений еще мало ясны; пытаясь их интерпретировать, мы обычно прибегаем к таким общим понятиям, как полярность клеток или внутренняя архитектоника протопластов, которые еще в значительной мере нуждаются в конкретизации.

Наблюдения над конкретным ходом распределения ядер в зародышевом мешке *Solanum virgultorum* не согласуются с концепцией Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1954, 1957), согласно которой это распределение обусловлено взаимным митотическим отталкиванием ядер. Это отталкивание Герасимова-Навашина (1957 : 139) рассматривает как одну из всеобщих клеточных закономерностей, действие которой прекращается лишь с образованием клеточной перегородки или достаточно крупной вакуоли между ядрами. Отсюда следует, что в тех случаях, когда сестринские ядра в самом начале их расхождения оказываются на противоположных сторонах центральной вакуоли, дальнейшее расхождение их, если оно обусловлено отталкиванием, невозможно. Наблюдения, однако, показывают, что и при таком положении ядра расходятся. С точки зрения концепции отталкивания невозможно понять, почему при первоначальном низком положении ядер двухъядерного зародышевого мешка одно из них остается на месте, хотя в результате взаимного отталкивания между этими ядрами нижнее должно было бы быстро отойти к ближайшему, нижнему, концу зародышевого мешка. Не может также концепция отталкивания объяснить бросающуюся в глаза разницу в поведении ядер двухъядерного и четырехъядерного зародышевых мешков. При продольном расположении халазальных ядер четырехъядерного зародышевого мешка (*10*) верхнее из них, отталкиваясь от нижнего, должно было бы двигаться вверх в постенном слое цитоплазмы. Это же относится и к микропилярным ядрам, в особенности тогда, когда одно из них расположено на боковой стенке зародышевого мешка. На самом деле этих движений ядер никогда не бывает и причина этого уже была разъяснена выше.

Таким образом, концепция отталкивания ядер не может объяснить особенностей движения ядер при распределении их по схеме 1+1, характерном для зародышевого мешка нормального типа. Ранее нами было показано, что, допуская наличие взаимного отталкивания ядер, невозможно объяснить и конкретные особенности процесса распределения четырех макроспориальных ядер по схеме 1+3, характерного для зародышевых мешков *Fritillaria*-типа (Романов, 1965). Необъяснимым здесь прежде всего оказывается движение верхнего ядра, с которого начинается это распределение. Движения этих ядер В. П. Печеницын (1968) наблюдал у *Tulipa tschimganica*, но в отличие от исследованных нами объектов здесь эти движения начинаются одновременно. Если допустить, что движения ядер обусловлены движениями цитоплазмы (что необходимо допускать лишь в тех немногочисленных случаях, когда перемещения цитоплазмы непосредственно не удается наблюдать), то все особенности хода распределения 1+3 будут понятны.

В целом концепция взаимного отталкивания ядер как причины их движения при сопоставлении с их реальными движениями в развивающемся зародышевом мешке представляется крайне абстрактной и надуманной. Построена она чисто дедуктивно, причем ее исходное положение, что между ядрами (в том числе и интерфазными, каковыми являются ядра зародышевого мешка) длительно существует взаимное отталкивание, практически не зависящее от расстояния, никакими конкретными данными не доказано. Поэтому естественно, что при попытках применить эту концепцию для объяснения конкретного хода распределения ядер в зародышевых мешках она вступает в противоречие с фактами.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных. Бот. журн., 39, 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. Пробл. бот., 3, 125.— Камия Н. (1962). Движение протоплазмы. — Навашин М. С. (1968). Пыльцевая трубка покрытосеменных растений как полярно дифференцированная система. Матер. Всес. симпозиума по эмбриологии растений, Киев, 143. — Орлова И. Н. (1965). Развитие зародышевого мешка у некоторых видов картофеля. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 37, 3, 143. — Печеницын В. П. (1968). Развитие зародышевого мешка и двойное оплодотворение у некоторых видов *Tulipa.* Матер. Всес. симпоз. по эмбриологии растений, Киев, 167. — Романов И. Д. (1965). Опыт анализа некоторых особенностей зародышевого мешка *Fritillaria*-типа. Бот. журн., 50, 2. — Романов И. Д. (1966). Специфические особенности развития пыльцы злаков. ДАН СССР, 169, 456. — Романов И. Д. (1968). Женский гаметофит покрытосеменных растений. Матер. Всес. симпоз. по эмбриологии растений, Киев, 188. — Küster E. (1956). Die Pflanzenzelle.

Всесоюзный институт растениеводства
имени Н. И. Вавилова,
Ленинград.

(Получено 4 IX 1969).

SUMMARY

The movements of nuclei in bi-nucleate embryasacs of *Solanum virgultorum* as the result of which they occupy their definitive position at the poles of the embryosac, were studied. In uni-nucleate embryosacs the greatest part of their volume is occupied by the central vacuole, while the nucleus is situated in the accumulation of cytoplasm adhering to the cell wall. The position of this nucleus—containing cytoplasm accumulation varies: sometimes it is at the upper end (I), or near the middle (II), or at the lower end (III), of the embryosac. Exactly these three initial positions of nuclei were also observed in bi-nucleate embryosacs immediately after the end of the telophase of the first mitosis. The specific features of the subsequent movements of each of the two nuclei depend on their initial position. In cases I and II one nucleus reaches the top of the embryosac rapidly, while the other one gradually moves downward and stops at a certain distance from the lower end. In case III one nucleus remains in its initial position and only the other nucleus moves upwards to reach the top of the embryosac. Each nucleus is always transferred together with the accumulation of the cytoplasm surrounding it. In fact it is these movements of the cytoplasm that propel the nuclei. The final position of the nuclei at the poles of the embryosac is determined by the corresponding distribution of the cytoplasm and can not be explained by any mutual repulsion of the nuclei.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 11

УДК 621.385.833 : 576.314

Ю. В. Гамалей

ДИКТИОСОМЫ И ФОРМИРОВАНИЕ ОБОЛОЧКИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

JU. V. GAMALEY. DICTYOSOMES AND THE FORMATION OF THE PLANT CELL WALL

В дифференцирующихся трахеидах отмечено включение содержимого пузырьков Гольджи в формирующуюся оболочку. Величина секреторной активности диктиосом на различных этапах дифференциации трахеид соответствует степени развития оболочки. Эти данные обсуждаются с точки зрения гипотезы о диктиосомной природе полисахаридов оболочки.

Формированию оболочки растительной клетки посвящены многочисленные исследования, проведенные с использованием современных методов биохимии, электронной микроскопии, авторадиографии. Одна из идей, подвергающихся проверке в ходе таких исследований, предполагает участие аппарата Гольджи в процессе образования вещества оболочки.

В 1961 г. Молленхауэром с сотрудниками (Mollenhauer и др., 1961) были опубликованы первые данные о включении в оболочку растительной клетки содержимого пузырьков Гольджи. Электронномикроскопические снимки, полученные этими авторами, показали, как в наружных клетках корневого чехлика электронноплотные (после перманганатной фиксации) пузырьки формируются на диктиосомах, отделяются в цитоплазму, перемещаются к плазмалемме, проходят через нее и образуют неупорядоченную массу электронноплотного материала между оболочкой и плазмалеммой. Первоначально отдельные пузырьки еще различимы в общем скоплении, затем масса становится более слитной и в конечном счете исчезает как таковая, полностью преобразуясь в вещество оболочки. Поверхность протопласта после этого вновь становится гладкой. Работа 1961 года послужила толчком для дальнейших исследований, и в сравнительно короткий срок этой же группой и рядом других авторов на разных объектах были получены данные об образовании клеточной пластинки путем слияния пузырьков Гольджи (Whaley a. Mollenhauer, 1963; Frey-Wyssling и др., 1964; Cronshaw a. Esau, 1968), о включении содержимого пузырьков в первичную оболочку (Sievers ,1963; Branton a. Moor, 1964; Wardrop a. Foster, 1964; Risueno и др., 1968) и во вторичное утолщение (Buvat, 1964; Wooding a. Northcote, 1964; Esau и др., 1966; Cronshaw, 1967). Аналогичное заключение было сделано и по результатам гистохимических (Roland a. Santoz, 1969) и авторадиографических (Barton, 1968; Pickett-Heaps, 1968a; Wooding, 1968) исследований. Предположение, высказанное Молленхауэром, вылилось в весьма убедительную гипотезу. Суть ее в том, что исходные продукты для синтеза оболочки накапливаются в диктиосомах, упаковываются в виде пузырьков и транспортируются к плазмалемме. Далее содержимое пузырьков перемещается через плазмалемму (каким образом — момент наиболее спорный) и используется при построении вещества оболочки. Такая схема образования и передвижения распространяется прежде всего на компс ненты, слагающие матрикс оболочки (пектины и гемицеллюлозу). Пик кет-Хипс (Pickett-Heaps, 1968б) показал, что аналогичным образом вно сятся в оболочку и предшественники лигнина. Менее ясно, участвуют л диктиосомы в накоплении исходных материалов для синтеза целлюлозы Если бо́льшая часть компонентов матрикса, секретируемых диктиосо мами, может включаться в оболочку почти без предварительных изме нений, то отложение целлюлозы представляют в настоящее время ка более сложный процесс, основная часть которого — сборка и ориенти ровка микрофибрилл — протекает снаружи плазмалеммы при участи специализированных ферментных систем (Colvin и др., 1957; Northcote 1963; Preston, 1964; Preston a. Goodman, 1968). Согласно этой концепци поступление исходных мономеров происходит скорее всего в виде молекулярной секреции через плазмалемму. Однако есть данные и в польз пузырьковой секреции предшественников целлюлозы (Cronshaw, 1967) Кроме того, и в случае молекулярной секреции часть необходимых компонентов может поступать в пузырьках, формируемых диктиосомами В частности, некоторые авторы (Bonnett a. Newcomb, 1966; Pickett-Heaps 1968а; Cronshaw a. Esau, 1968) считают, что секреция ферментов, ответственных за синтез микрофибрилл, связана с так называемыми окаймленными пузырьками. Предполагается, что они образуются на диктиосомах, избирательно аккумулируя ферментативные белки, отделяются в цитоплазму и перемещаются к плазмалемме аналогично обычным пузырькам Гольджи, секретирующим полисахаридные материалы. В такой трактовке окаймленные пузырьки представляются лишь специализированной разновидностью пузырьков Гольджи и укладываются в рамки общей гипотезы.

Нами ряд лет велись электронномикроскопические наблюдения над процессом дифференциации проводящих элементов — трахеид протоксилемы у проростков ели и сосны (*Picea abies* [L.] Karst. и *Pinus silvestris* L.). Формирование мощной вторичной оболочки является отличительной чертой процесса дифференциации клеток этого типа. Поэтому, в соответствии с гипотезой о диктиосомном происхождении некоторых компонентов оболочки, было бы естественно предполагать высокую активность диктиосом в этих клетках. Действительно, данные по дифференцирующимся клеткам ксилемы, содержащиеся в работах Эзау (Esau и др., 1963; 1966), Бюва (Buvat, 1964), Вудинга и Носкоута (Wooding a. Northcote, 1964), Уордропа (Wardrop, 1965), Кроншоу (Cronshaw, 1965, 1967), Пиккет-Хипса (Pickett-Heaps, 1966, Pickett-Heaps a. Northcote, 1966), Робардса (Robards, 1968), и наши данные свидетельствуют о том, что диктиосомы в этих клетках и многочисленны, и активны (табл. I, *1 см. вклейку в конце номера*). Многие из перечисленных авторов отмечают случаи слияния пузырьков Гольджи с плазмалеммой на разных стадиях дифференциации клеток (Buvat, 1964; Wooding a. Northcote, 1964; Wardrop a. Foster, 1964; Esau и др., 1966; Cronshaw, 1967). Такие моменты можно часто наблюдать и в дифференцирующихся трахеидах протоксилемы хвойных. Например, судя по изображению на табл. I, *2*, инвагинации плазмалеммы против утолщенных участков оболочки возникают в результате слияния с ней пузырьков Гольджи. Пиноцитозное толкование этой картины отпадает, поскольку пиноцитоз против вторичного утолщения едва ли возможен. Доказательность таких снимков, однако, недостаточна. Складки и инвагинации в такой динамичной структуре как плазмалемма могут быть и не связаны с направленным перемещением материала через нее. Более убедительным было бы соответствие окраски содержимого пузырьков, расположенных в цитоплазме, с материалом, который должен скапливаться между плазмалеммой и оболочкой при достаточной активности процесса отложения. Как было показано выше, именно такие данные, полученные Молленхауэром (1961) для клеток корневого чехлика, легли в основу обсуждаемой гипотезы. При фиксации осмием, по Колфилду, и перманганатом калия пузырьки Гольджи в дифференцирующихся трахеидах всегда электроннопрозрачны. Но при определенных условиях глутаральдегидной фиксации пузырьки обнаруживают достаточно характерную штриховатость содержимого (табл. II, *1*, *3 см. вклейку*). Это явление было отмечено еще Молленхауэром (1965) и Кроншоу (1967), которые описали структуру содержимого пузырьков как фибриллярную. Не останавливаясь на том, насколько этот термин отвечает действительной структуре, заметим, что штриховатость пузырьков позволяет проследить наличие их содержимого за пределами плазмалеммы. На наших снимках (табл. II, *2*) в определенных местах между плазмалеммой и оболочкой действительно обнаруживаются значительные скопления такого же, как и в пузырьках Гольджи, штриховатого материала. Можно полагать, что именно в этих местах и из этого материала образуются новые слои утолщения оболочки.

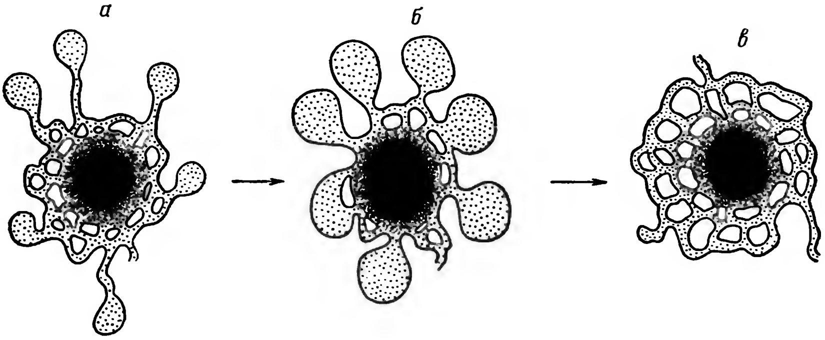
Еще один момент, который интересен при исследовании взаимосвязи между деятельностью диктиосом и формированием оболочки — характер изменения структуры диктиосом в ходе дифференциации трахеид. Началом процесса дифференциации обычно считается стадия клеточного растяжения. Увеличение размера клеток в этот период сопряжено с продольным ростом первичной оболочки, в составе которой преобладают элементы матрикса, содержание же целлюлозы низкое. В очень небольшом количестве в первичной оболочке присутствует также белковый компонент, играющий, по последним данным (Lamport, 1965; Thompson a. Preston, 1967, 1968), важную роль в продольном росте оболочки. Возможность секреции большинства из этих материалов диктиосомами не вызывает сомнения. Структура самих диктиосом на этой стадии показана на табл. III (*см. вклейку*). По периферии цистерн, иногда на значительном расстоянии от них (табл. III, *2*), формируются небольшие (около 0.1 мк) пузырьки Гольджи. Свободных пузырьков в цитоплазме немного.

После достижения клеткой окончательных размеров в ходе дифференциации ее наступает момент, после которого распознавание будущих трахеид не вызывает труда — оболочка начинает утолщаться в поперечном направлении. Объем ее резко возрастает. В составе оболочки больший процент падает теперь на микрофибриллярную фазу, доля гемицеллюлозы и пектиновых веществ, наоборот, мала. Одновременно с отложением утолщения происходит его лигнификация. Темная окраска вторичной оболочки на табл. I, *1* и табл. IV, *3* (*см. вклейку*) — результат реакции лигнина на перманганат калия. Выявляется таким образом лигнин уже во внутренней области утолщения, в первую очередь в его наиболее ранних слоях (табл. IV, *3*), а предшественники лигнина включаются, видимо, в каждый новый формируемый изнутри слой. Диктиосомы в этот период (табл. IV, *1* и *3*, верхняя клетка) образуют множество более крупных, чем на предыдущей стадии, пузырьков (около 0.15—0.18 мк). Большое количество их расположено и свободно в цитоплазме (табл. I). Вблизи диктиосом и у плазмалеммы часто можно наблюдать окаймленные пузырьки (табл. II). В целом, по сравнению со стадией клеточного растяжения, продуктивность диктиосом следует оценить как более высокую.

Заключительный этап дифференциации трахеид знаменуется завершением отложения оболочки и разрушением протопласта. Секреторная активность диктиосом к этому моменту резко снижается, по периферии цистерн видны лишь трубчатые элементы, пузырьков почти нет (табл. IV, *2* и *3*, нижняя клетка).

Схематически наблюдаемая закономерность изменения структуры и секреторной активности диктиосом в ходе дифференциации трахеид воспроизведена на рисунке.

Суммируя вышеизложенное, надо отметить, что в целом наши данные являются еще одним свидетельством в пользу гипотезы о включении в состав оболочки содержимого пузырьков Гольджи. В той или иной мере этот процесс, видимо, имеет место и при поверхностном росте первичной оболочки, и при развитии вторичного утолщения. Рост первичной оболочки в процессе клеточного растяжения путем включения содержимого пузырьков Гольджи показан достаточно убедительно к настоящему времени. Это положение обычно не встречает возражений, поскольку основная роль в процессе растяжения принадлежит элементам матрикса. Для дифференцирующихся трахеид это тоже верно, процесс их растяжения не имеет какой-либо специфики. В ходе развития вторичного утолщения дифференцирующихся трахеид включение пузырьков Гольджи в оболочку наблюдается не менее часто. Наши снимки, демонстрирующие такие случаи, в большинстве своем относятся именно к стадии развития утолщения. С завершением формирования оболочки секреторная активность диктиосом падает до нуля. К этому же моменту наступает деградация и исчезновение протопласта из клеточной полости. Таким образом, по-видимому, на всех стадиях развития трахеид основным направлением деятельности диктиосом является формирование материалов, слагающих оболочку. Морфологические данные безусловно не дают оснований для более конкретного определения каких именно материалов; тем не менее мы не склонны ограничивать роль диктиосом только формированием элементов матрикса по следующим соображениям. Во-первых, на стадиях растяжения и утолщения оболочки морфология пузырьков Гольджи несколько различна. Вероятно, это связано с изменениями и в химическом составе секретируемых и включаемых в оболочку продуктов. Во-вторых, максимальная секреторная активность диктиосом, по нашим данным, приурочена к стадии развития утолщения — той стадии, когда в структуре откладываемых слоев оболочки доминируют микрофибриллы целлюлозы. Однако это лишь косвенные показатели. Более точный ответ, видимо, лежит вне области морфологических изысканий.



Характер изменения структуры диктиосом в ходе дифференциации трахеид.

а — стадия клеточного растяжения; *б* — стадия развития вторичного утолщения; *в* — завершающая стадия дифференциации (формирование оболочки закончено).

ЛИТЕРАТУРА

Barton R. (1968). Autoradiographic studies on wall formation in Chara. Planta, 82, 3 : 302—306. — Bonnett H. T. a. E. H. Newcomb. (1966). Coated vesicles and other cytoplasmic components of growing root hairs of radish. Protoplasma, 62 : 59—75. — Branton D. a. H. Moor. (1964). The fine structure of freeze-etched *Allium cepa* root tips. Journ. Ultr. Res., 11 : 401. — Buvat R. (1964). Observation infrastructurales sur les parois transversales des elements des vaisseaux (métaxyléme *Cucurbita pepo*) avant leur perforation. Compt. Rend. Acad. Sci., 258 : 6210. — Colvin J. R., S. T. Bayley a. M. Beer. (1957). The growth of cellulose microfibrils from *Acetobacter holinum*. Bioch. Bioph. Acta, 23, 5 : 652. — Cronshaw J. (1965). The organization of cytoplasmic components during the phase of cell wall thickening in differentiating cambial derivatives of *Acer rubrum*. Canad. Journ. Bot., 43, 11 : 1401. — Cronshaw J. (1967). Tracheid differentiation in tobacco pith cultures. Planta, 72 : 78. — Cronshaw J. a. K. Esau. (1968). Cell division in leaves of *Nicotiana*. Protoplasma, 65, 1 : 1—24. — Esau K., V. J. Cheadle a. R. H. Gill. (1966). Cytology of differentiating tracheary elements. Amer. Journ. Bot., 53 : 756. — Esau K., V. J. Cheadle a. E. B. Risley. (1963). A view of ultrastucture of *Cucurbita* xylem Bot. Gaz., 124 : 311. — Frey-Wyssling A., J. F. Lopes-Saez a. K. Mühlethaler. (1964). Formation and development of the cell wall. Journ. Ultr. Res., 10, 5—6. — Lamport D. T. A. (1965). The protein component of primary cell walls.

Adv. Bot. Res., 2. — Mollenhauer H. H. (1965). Transition forms of Golgi apparatus secretion vesicles. Journ. Ultr. Res., 12 : 439. — Mollenhauer H. H., W. G. Whaley a. J. H. Leech. (1961). A function of the Golgi apparatus in outer rootcap cells. Journ. Ultr. Res., 5 : 193. — Northcote D. H. (1963). Changes in the cell walls of plants during differentiation. In: «Cell Differentiation», Cambridge. — Pickett-Heaps J. D. (1966). Incorporation of radioactivity into wheat xylem walls. Planta, 71, 1 : 17. — Pickett-Heaps J. D. (1968a). Further ultrastructural observations on polysaccharide localization in plant cells. Journ. Cell Sci., 3 : 55—64. — Pickett-Heaps J. D. (1968б). Xylem wall deposition radioautographic investigations using lignin precursors. Protoplasma, 65, 1—2 : 181—205. — Pickett-Heaps J. D. a. D. H. Northcote. (1966). Relationship of cellular organelles to the formation and development of the plant cell wall. Journ. Exp. Bot., 17, 50 : 20. — Preston R. D. (1964). Structural and mechanical aspects of plant cell walls with particular reference to synthesis and growth. In: «The Formation of Wood in Forest Trees», New York. — Preston R. D. a. R. N. Goodman. (1968). Structural aspects of cellulose microfibril biosynthesis Journ. Roy Micr. Soc., 88, 513—527. — Risueno M. C., G. Giménez-Martin a. J. F. Lopes-Saez. (1968). Role of Golgi vesicles in plant celi elongation. Experientia, 24, 9 : 926. — Robards A. W. (1968). On the ultrastructure of differentiating secondary xylem in willow. Protoplasma, 65, 4 : 449. — Roland J. C. a. D. Santoz. (1969). Detection cytochemique des sites de formation des polysaccharides pré-membranaires dans les cellules vegetales. Journ. Microsc., 8, 2 : 263. — Sievers A. (1963). Beteiligung des Golgi apparatus bei der Bildung der Zellwand von Wurzelhaaren. Protoplasma, 56 : 188. — Thompson E. W. a. R. D. Preston. (1967). Proteins in the cell walls of some green algae. Nature, 213 : 684—685. — Thompson E. W. a. R. D. Preston. (1968). Evidence for a structural role of protein in algal cell wall. Journ. Exp. Bot., 19, 61 : 690—697. — Wardrop A. B. (1965). Cellular differentiation in xylem. In: «Cellular Ultrastructure of Woody Plants», New York. — Wardrop A. B. a. D. H. Foster. (1964). A cytological study of the oat coleoptile. Austr. Journ. Bot., 12, 2. — Whaley W. G. a. H. H. Mollenhauer. (1963). The Golgi apparatus and cell plate formation — a postulate. Journ. Cell Biol., 17 : 216. — Wooding F. B. R. (1968). Radioautographic and chemical studies in incorporation into sycamore vascular tissue walls. Journ. Cell Sci., 3 : 71—80. — Wooding F. B. R. a. D. H. Northcote. (1964). The development of the secondary wall of the xylem in *Acer pseudoplatanus*. Journ. Cell Biol., 23, 2 : 327.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 II 1970).

SUMMARY

The incorporation of the contents of the Golgi vesicles into the developing cell wall was observed in differentiating tracheids. The level of the secretory activity of dictyosomes at different stages of tracheid differentiation corresponds to the degree of the cell wall development. These data are discussed from the standpoint of the hypothesis of the dictyosomal nature of the cell wall polysaccharides.

УДК 581.8 : 581.446 : 582.632.1

В. В. Коровин

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ БЕРЕЗОВЫХ КАПОВ

С 1 таблицей рисунков

V. V. KOROVIN. SPECIFIC FEATURES OF BURL STRUCTURE IN THE BIRCH (*BETULA PUBESCENS* EHRH.)

В статье рассматриваются анатомические особенности прикорневых капов, образуемых березой пушистой. Многочисленные почки, покрывающие поверхность наплыва, развиваются из меристематических очагов, образующихся в лубе капа. Кроме способности образовывать очаги меристем луб капа характеризуется свилеватостью элементов его проводящей зоны, неравномерной толщиной и неравномерным распределением механической ткани. Древесина наплывов отличается свилеватостью и включением многочисленных почечных следов. Быстрый рост наплыва и увеличение количества почек на его поверхности вызывается, вероятно, локальным нарушением баланса ростовых веществ.

Капами называют наплывы древесины, покрытые почками. Эти наплывы образуются у шейки корня дерева, на стволе, на ветвях и на корнях. Способностью образовывать капы обладают многие древесные растения: орех грецкий, береза пушистая, ольха черная и серая, липа мелколистная, многие виды тополей, ивы, клена и некоторые другие виды.

Наплывы у грецкого ореха и березы пушистой, образующиеся у шейки корня (прикорневые капы), достигают значительных размеров — до 1.2×1.2 м; вес их доходит до 1.5—2.0 тонн. Они служат ценным сырьем для художественной промышленности. Изделия из березового капа пользуются постоянным спросом как внутри страны, так и за границей. Они неоднократно экспонировались на международных выставках и были удостоены высоких наград. В настоящее время запасы промышленного березового капа практически исчерпаны и встает вопрос об их искусственном воспроизведении. Однако биология этого интересного образования изучена недостаточно.

В данной работе описаны некоторые морфологические особенности березового капа.

Прежде всего следует уточнить понятие «кап». Капами часто называют любые наплывы и утолщения на стволах или ветвях деревьев, что, по всей вероятности, связано с этимологией данного слова.

В литературе можно встретить такие выражения, как капы карельской березы или капы с почками и без почек. Очевидно, в таких случаях речь идет о совершенно различных образованиях. Так, утолщения на стволе и ветвях карельской березы отличаются от наплывов на других деревьях и происхождением, и микроструктурой, и даже внешне. Не менее существенны, с нашей точки зрения, различия и между «капами с почками» и «капами без почек». Эти образования имеют разные народные названия: кап с почками называют капокорнем или стволовым капом, в зависимости от места его образования; капы без почек называют свилем, свалом, сувелём. Эти два типа образований также отличаются не только внешне, но и микроструктурой, и, вероятно, происхождением.

В связи с этим мы предлагаем называть капами только наплывы с почками: кап стволовый, кап прикорневой и т. д.; за наплывами же без почек, видимо, следует сохранить одно из народных названий, например сувель.

По литературным данным (Соколов, 1939, 1941; Яблоков, 1962; Багаев, 1963; Козьмин, 1965а, б, и др.) и нашим наблюдениям, береза пушистая, образующая капы, встречается в поймах небольших рек и ручьев и на склонах первых террас за исключением мест с застойной влагой и высоких местоположений. Одиночные деревья с капами — явление редкое; обычно каповые березняки образуют популяции вместе с некаповой березой пушистой.

Что касается систематического положения каповой березы, то ряд исследователей (Яблоков, 1962; Махнев, 1965, и др.) определяют ее как внутривидовой таксон *Betula pubescens* Ehrh. Однако эта точка зрения, видимо, нуждается в подтверждении с использованием современных методов исследования.

О роли капов в жизни дерева литературные данные весьма противоречивы. Так, А. С. Яблоков (1962) считает, что кап предохраняет дерево от неблагоприятного влияния внешних факторов — высокой температуры, избыточной влажности и т. п. С. Т. Пасечник (1960) и С. Н. Багаев (1963) утверждают, что кап возникает как непосредственная реакция на воздействия среды. По данным Э. И. Адамовича (1960), начало развития капа стимулируется уменьшением поступления к данному участку ствола веществ из корневой системы. П. А. Красовский, С. Я. Соколов и Л. И. Соснин (1938) считают, что кап является антагонистом кроны. А. В. Козьмин (1968) утверждает, что большой кап может быть лишь у деревьев с мощной кроной, и так далее.

Большинство упомянутых выше исследователей отмечают, что капы, особенно прикорневые, обладают способностью образовывать поросль, которая после усыхания дерева укореняется и занимает место погибшего растения. И. А. Казарцев (1962) считает, что кап является органом вегетативного размножения.

Видимо, для решения вопросов о роли капов в жизни дерева и популяций, равно как и для определения таксономического положения каповых берез, необходимо предварительное изучение морфологических особенностей самого капа.

Материал и методика исследования

В связи с тем, что для народного хозяйства больший интерес представляют прикорневые капы, им в данной работе и уделяется основное внимание. Стволовые капы, по нашим наблюдениям, своим строением мало отличаются от прикорневых.

Образцы для анатомического изучения были взяты в каповом березняке Верхне-Авзянского лесхоза Башкирской АССР.

Образцы фиксировались в 70%-м спирте или в смеси Карнуа. Для получения серий срезов древесины с лубом и почками образцы заливались в парафин по общепринятой методике. В отдельных случаях срезы луба и луба с почками изготовлялись с помощью замораживающего микротома.

С помощью микротомов были получены все использованные в работе срезы. Для древесины применялся костный микротом и МС-2. Никакой предварительной обработке, например размягчению, древесина не подвергалась. Парафинированные образцы луба с почками резались на ротационном микротоме.

При работе с сериями срезов парафиновая лента наклеивалась на предметные стекла. Операции по окрашиванию и проводке в таких случаях осуществлялись с помощью автомата для гистологической обработки срезов. Для приклеивания мягких тканей (луб, почка) использовался белок, а для срезов древесины с лубом — раствор декстрина в формальдегиде по методу Жируара (Girouard, 1967), так как белок плохо клеит древесину.

Для окраски срезов использовались комбинации следующих красителей: гематоксилин Гайденгайна, эозин, сафранин, хризоидин, светло-зеленый, водная синь, судан черный В.

Результаты исследований и обсуждение

Вопрос о времени заложения капов неясен. Одни авторы (Казарцев, 1962; Багаев, 1964) считают, что капы возникают у деревьев после тридцатилетнего возраста, другие (Красовский, Соколов, Соснин, 1938), что они появляются уже у проростка. А. В. Козьмин (1965а, б) наблюдал заложение капов в четырехлетнем возрасте. Имеются и другие мнения.

По нашим наблюдениям, у однолетних сеянцев березы ко времени начала дифференциации вторичных тканей в гипокотиле и эпикотиле закладываются группы придаточных почек. По мере роста растения число этих почек увеличивается. У двадцатилетних берез в зоне корневой шейки имеется значительное скопление таких почек; в месте их скопления заметен небольшой наплыв древесины. В верхней части наплыва, кроме придаточных, могут быть и спящие почки, заложившиеся в пазухах первых чешуевидных листьев первой верхушечной почки.

В дальнейшем с увеличением возраста дерева наплыв может стать незаметным, но почки остаются; за счет этих почек происходит порослевое возобновление березы. Следовательно, скопление почек у шейки корня березы — явление нормальное.

Началом образования прикорневого капа, видимо, следует считать тот момент, когда обычный для березы наплыв со скоплением почек у шейки корня начинает резко увеличиваться. По всей видимости, этот процесс не у всех деревьев начинается в одном возрасте, так как в насаждениях можно встретить сравнительно молодые деревья с хорошо развитым капом и более старые деревья с прикорневым капом незначительных размеров.

По мере роста наплыва количество почек на его поверхности непрерывно увеличивается. В литературе существует два мнения относительно способа образования новых почек на поверхности капа. Ряд авторов: А. В. Козьмин (1965а, б), Красовский, Соколов и Соснин (1938) и другие считают, что новые почки возникают путем ветвления спящих почек, заложившихся на ранних стадиях развития. Л. А. Иванов (1939), В. Ф. Раздорский (1949), Е. А. Баранова (1952), В. Н. Юрцев (1955) полагают, что каповые почки закладываются по мере роста капа, т. е. что они придаточные.

Как отмечалось выше, нами установлено, что начало прикорневому капу дают главным образом придаточные почки. При изучении срезов наблюдать случаи ветвления каповых почек на прикорневых капах нам не удавалось; однако пока недостаточно оснований для того, чтобы полностью отвергнуть возможность их ветвления. Заложение же придаточных почек — явление обычное как для молодых капов, так и для наплывов значительных размеров.

В связи с вопросами образования придаточных почек следует остановиться на некоторых особенностях строения луба у прикорневых капов березы пушистой. Прежде всего луб капа отличается специфическим расположением его элементов, свилеватостью (см. таблицу вклейку рис. *1*). Если в нормальном лубе ситовидные трубки и лубяная паренхима расположены вертикально ориентированными тяжами, то в лубе капа эти элементы огибают основания каповых почек, образуя своеобразные изгибы и петли. Свилеватость сказывается также на расположении и форме сердцевинных лучей луба. Очевидно, при таком строении нисходящий ток в лубе капа замедляется и задерживающиеся здесь пластические вещества используются для роста наплыва. Так что само строение капа обеспечивает ему более быстрый рост по диаметру по сравнению с ростом ствола.

Толщина луба у капа в целом значительно меньше толщины его во внекаповой части ствола; особенно тонкий слой луба покрывает группы конических выростов древесины, на которых «сидят» почки капа. Участки тонкого луба отличаются еще незначительным содержанием каменистых клеток. В промежутках между коническими выростами древесины луб капа имеет значительную толщину и довольно мощный слой с включениями групп каменистых клеток.

Придаточные почки капа образуются в лубе. Начало им дают меристематические очаги, возникающие в камбиальной зоне, в лубе и в перидерме.

Очагов меристемы в лубе капа возникает очень много; это одно из характерных свойств капа, однако далеко не каждый очаг дает начало придаточной почке.

Чаще всего очаги меристемы возникают в тонком лубе, вблизи уже существующих почек. Здесь меристемы могут закладываться по всей толще луба от камбиальной зоны до перидермы. В толстом лубе, в промежутках между сближенными группами каповых почек, очаги меристем возникают значительно реже и обычно вблизи перидермы или даже в феллогене (*2*).

Меристематические очаги, возникшие в наружных слоях луба, или в перидерме, чаще всего не развиваются в зачатки почек и претерпевают своеобразные изменения: клетки в центре очага приобретают форму уплощенного 5—6-угольника и пробковеют (судя по реакции на суберин). В то время как на периферии очага у клеток сохраняется способность к активному делению, в центре идет опробковение клеток. Затем вокруг опробковевшего участка закладывается феллоген (*3*). Подобные сферические или несколько удлиненные включения пробки очень характерны для верхних слоев луба в капе. Иногда такой возникающий в очаге меристемы феллоген соединяется с феллогеном перидермы, покрывающей кап, и перидерма в этом участке на радиальных и поперечных срезах имеет вид волнистого слоя с глубокими петлями внутрь луба; на тангентальных срезах эти петли видны как округлые или эллиптические островки перидермы в лубе.

Начало каповым придаточным почкам обычно дают очаги меристемы, возникающие в камбиальном слое или в прилегающих к камбиальному слою участках луба. Процесс возникновения меристематических очагов и формирования из них придаточных органов многократно описывался в литературе, причем почти в каждом случае процесс этот отличался каким-то своеобразием. Так, в работе Р. П. Барыкиной (1954) отмечается, что при образовании корневых отпрысков придаточные почки у осокоря могут возникать в каллюсе, образованном камбием, в феллогене или даже в субэпидермальном слое первичной коры. Придаточные почки на корнях плоскосемянника (Барыкина, Лотова, 1966) формируются в камбиальной зоне против первичных или вторичных радиальных лучей. По данным Р. П. Лярской (1958), зачатки почек при образовании корневых отпрысков у облепихи возникают в перицикле против одного из лучей первичной ксилемы. У уксусного дерева придаточные почки возникают в месте пересечения сердцевинным лучем камбиальной зоны (Лярская, 1959), причем почки могут закладываться не только по одной, но и группами. Е. А. Баранова (1952), описывая образование наплывов на стволах эвкалипта, отмечает, что придаточные почки закладываются в каллюсе. О каллюсном же происхождении придаточных почек на стволах липы пишет В. Н. Юрцев (1955), Беннен (Bannan, 1941) связывает возникновение придаточных органов на стволе туи с развитием аномальных сердцевинных лучей.

Возникновение придаточных почек на прикорневых капах березы пушистой также отличается некоторым своеобразием. Прежде всего новые придаточные почки обычно закладываются вблизи уже имеющихся, в зоне тонкого луба. Характерно, что в месте заложения почки луб состоит из мягких тканей; каменистых клеток в этом участке почти не бывает. Видимо, скопления каменистых клеток, свойственные нормальному лубу березы, послужили бы препятствием развитию почки, ее продвижению через луб.

О наличии связи между степенью развития лубяной склеренхимы и способностью растений образовывать придаточные органы существует много указаний в литературе. Так, Лярская (1959), Л. И. Лотова (1957) подчеркивают, что участки луба, в которых происходит заложение придаточных органов, или совсем не имеют механических тканей, или механические ткани в этих местах развиты очень слабо. Жируар (Girouard, 1967) приводит высказывания многих авторов о том, что сильно развитая в лубе склеренхима препятствует развитию придаточных органов. Однако он указывает, что, по мнению других исследователей, способность образовывать придаточные органы определяется не степенью развития склеренхимы, а предрасположенностью растения к образованию этих органов. Жируар, исследовав процесс заложения и развития придаточных корней у *Hedera helix* L., согласился с последней точкой зрения.

Придаточные почки капа, как уже отмечалось, возникают в зоне луба с небольшим участием склереид; непосредственно же над зачатком почки каменистые клетки совершенно отсутствуют. Вероятно, ростовые вещества, стимулирующие образование придаточных почек, ограничивают процессы склерификации. Так что, с нашей точки зрения, не отсутствие элементов твердого луба определяет способность к образованию придаточных почек, но сама способность к заложению придаточных почек определяет характер строения луба. Следует отметить, что и слой пробки в зоне заложения почек весьма незначителен, в 10—20 раз тоньше слоя пробки во внекаповой части ствола.

Бывают случаи, когда придаточная почка возникает в верхних слоях толстого луба, над группами каменистых клеток, вблизи феллогена. Развитие такой почки происходит весьма своеобразно, с последующим образованием сферобласта, к чему мы еще вернемся.

В типичном случае заложение придаточной почки происходит следующим образом. В камбиальной зоне или в прилегающих к ней слоях луба, в сердцевинном луче, возникает группа меристематических клеток. Клетки эти мельче окружающих клеток лубяной паренхимы, многоугольной формы, с густой протоплазмой, без вакуолей. Крупные, хорошо окрашивающиеся гематоксилином ядра иногда занимают большую часть полости клетки. Часто встречаются клетки двухъядерные. Юрцев (1955) отмечает, что клеточные деления в очагах меристем происходят главным образом путем амитоза и простой фрагментации ядер, митоз в этих случаях — явление редкое. Однако в меристематических очагах в лубе капа иногда удавалось наблюдать митотические картины.

Возникнув в сердцевинном луче, очаг меристемы начинает расширяться, захватывая прилегающую зону лубяной паренхимы (*4*, *5*). Одновременно в древесине, против развивающегося очага, происходят специфические изменения: камбий, как бы прогибаясь в сторону луба, начинает формировать под очагом меристемы конический вырост древесины, состоящей из паренхимных клеток и коротких сильно изогнутых трахеид. В этой зоне нет ни сосудов, ни тяжей древесинной паренхимы, ни характерных для березы сердцевинных лучей. Все элементы этого участка древесины располагаются на тангентальном срезе радиально, как бы расходясь от центра, а центром служит место прохождения сердцевинного луча, который дал начало меристематическому очагу. Такую звездообразную фигуру Беннен (Bannan, 1941) назвал аномальным сердцевинным лучом. Он проследил последовательное изменение широкого сердцевинного луча до появления этой фигуры в процессе заложения придаточных корней у *Thuja occidentalis*.

В дальнейшем, по мере роста меристематического очага и его продвижения в сторону перидермы, конический вырост древесины удлиняется и все больше вдается в луб вслед за продвигающимся очагом меристемы. Элементы древесины конического выроста несколько упорядочиваются в своем расположении, вытягиваясь в направлении продвижения выроста, среди них уже можно различить сердцевинные лучи; паренхимные клетки и трахеиды становятся более вытянутыми, появляются мелкие сосуды и сосудистые трахеиды.

Постепенно фронт меристематического очага, продвигающегося к перидерме, приобретает куполообразную форму, формируется конус нарастания будущей почки. Ниже конуса нарастания закладывается прокамбий, тяжи которого доходят до конического выроста древесины. Ко времени появления первичной ксилемы у почечного зачатка можно различить первые листовые примордии, а перед конусом нарастания с листовыми примордиями появляется бесклеточное пространство, полость, вероятно, заполненная жидкостью.

В связи с этим интересно отметить следующее: только что заложившийся меристематический очаг продвигается к поверхности за счет того, что лежащие на пути его продвижения паренхимные клетки луба сами начинают делиться. Поэтому передний край, фронт, очага состоит из клеток, только что вступивших в деление. Вслед за фронтом продвигается зона с наибольшей активностью деления, и так продолжается до обособления конуса нарастания.

С появлением конуса нарастания зачаток почки начинает передвигаться относительно окружающих его клеток луба. При этом клетки луба могли бы быть препятствием продвижению конуса нарастания, состоящего из мягких тонкостенных клеток. Однако образующаяся перед конусом нарастания полость устраняет такое препятствие (*6*). Полость, как видно, возникает в результате лизиса клеток луба на пути почки; растворяющиеся клетки можно различить на удаленном от конуса нарастания краю полости.

На поверхности капа появляется еще невидимая невооруженным глазом почка с несколькими зачатками листьев вокруг конуса нарастания. Характерно, что почки обычно закладываются не по одной, а группами. На срезах луба в одном поле зрения иногда можно наблюдать заложение двух придаточных почек. При изучении серии срезов оказывается, что в группе может быть и больше двух почек. Часто проводящие системы почек одной группы соединяются между собой в процессе их формирования. Случаи группового заложения придаточных почек часто описывались в литературе (Юрцев, 1955; Лярская, 1959, и др.). Выйдя на поверхность, почки растут под некоторым углом друг к другу, так что по мере роста капа они постепенно удаляются одна от другой.

Особый интерес представляет случай, когда придаточная почка возникает в верхних слоях толстого луба, вблизи перидермы, на мощном слое каменистых клеток. Вначале здесь развитие происходит так же, как это было только что описано. Однако тяжи первичной ксилемы, образованные прокамбием зачатка почки, не могут пройти сквозь лежащую под ней зону луба со скоплениями каменистых клеток. Тем не менее почка продолжает развитие: она выходит на поверхность наплыва, но ее проводящая система не соединяется с древесиной капа. В дальнейшем в прокамбии закладывается камбий и начинается формирование вторичных тканей. Почка, выступая над поверхностью капа, остается спящей, а у ее основания, в лубе, растет сферическое образование, которое дает ежегодно прирост древесины и образует собственный луб.

Такие образования носят название сферобластов. У березы пушистой сферобласты достигают размеров горошины, на капах клена ясенелистного они достигают несколько бóльших размеров, а на капах грецкого ореха, по данным Красовского, Соколова и Соснина (1938), — размеров куриного яйца. Эти же авторы отмечают, что сферобласты являются самостоятельными паразитическими образованиями, что они не связаны с почками и возникают из каких-то особых меристем. Такие выводы не согласуются с результатами нашей работы.

Сферобласт в лубе капа на березе пушистой растет до тех пор, пока вновь заложившийся феллоген и возникшая из него пробка не отделят его от живого луба; после этого почка погибает, а сам сферобласт, прекратив свой рост, долгое время остается в толще корки. Древесина этого образования состоит из тех же элементов, что и нормальная древесина березы, только все элементы древесины сферобласта очень мелкие и менее упорядочены в своем расположении (*7*). Годичные приросты сферобласта на срезах любой ориентации имеют вид концентрических окружностей. От образовавшей его придаточной почки внутрь «шарика древесины» идет сердцевина с остатками первичной ксилемы по ее периферии. Иногда сферобласт продолжает расти и после отмирания почки, получая воду и пластические вещества из луба. Камбий сферобласта образует не только древесину, но и собственный луб; находясь близко к поверхности, сферобласт с наружной стороны покрывается перидермой.

В некоторых случаях сферобласты соединяются с древесиной образующего их растения. Однако соединение это происходит через какое-то время после образования самого сферобласта, вероятно, за счет какой-то новой меристемы, развивающейся в сторону древесины, так как «присоска», тянущаяся в виде нитей от сферобласта к древесине дерева, не соединяется с сердцевиной сферобласта. Сферобласты могут образовывать и спящие (в прошлом пазушные) почки, когда их основания отрываются по каким-либо причинам от древесины.

Как отмечалось выше, кап образуют придаточные и спящие почки. Будучи различными по происхождению, эти почки практически ничем не отличаются по строению и характеру их роста. В течение 15—20 лет до отмирания или образования порослевых побегов почки, развиваясь как спящие, остаются на поверхности капа. Строение каповых почек связано с характером их роста. Описания характера роста почек, находящихся в спящем состоянии, у разных авторов существенно разнятся. Так, В. Н. Любименко (1901), допуская некоторый апикальный рост спящей почки, считает, что главным образом она растет интеркалярно за счет образования меристематической вставки в основании почки на уровне камбия. Л. А. Иванов (1939) целиком исключает возможность верхушечного роста спящей почки. Он считает, что в ходе годичного утолщения ствола сердцевина в основании почки растягивается за счет интеркалярной меристемы, а окружающие сердцевину сосудистые элементы против этого участка разрываются; в дальнейшем этот разрыв восполняется вновь образовавшимися элементами древесины.

Иной точки зрения придерживается и Н. И. Ляшенко (1964). Она считает верхушечный рост спящих почек несомненным. Об этом, по ее мнению, свидетельствует периодическое сбрасывание почками кроющих чешуй. Ляшенко описывает рост спящей почки следующим образом: меристематические клетки конуса нарастания ежегодно откладывают в древесину ветви слой сердцевинной паренхимы; в слой паренхимы одновременно вклиниваются сердцевинные лучи материнской ветви; конусообразные ряды паренхимных клеток в почечном следе характеризуют рост спящей почки. Клоус (Clowes, 1961) также придерживается концепции верхушечного роста спящей почки.

Верхушечный рост почек капа не вызывает никакого сомнения. Окрашивание срезов гематоксилином выявляет митотическую активность конусов нарастания и отсутствие интеркалярных меристем в основании почки (*8*). Никаких разрывов элементов ксилемы в основании почки обнаружено не было. Возле конусов нарастания постоянно закладываются зачатки листьев, нижние же листовые зачатки пробковеют и по мере тангентального разрастания луба отделяются от почки и отпадают.

По своему строению каповые почки мало отличаются от верхушечной почки удлиненного или укороченного побега, существенно различие в строении органов, несущих те и другие почки. По данным Ляшенко (1964), меристематические клетки конуса нарастания спящей почки плавно переходят в камбий материнского органа, а почечный след — в сердцевину, окружая вклинивающиеся в нее сердцевинные лучи из прилегающей древесины. Видимо, это не совсем так, ибо при верхушечном росте меристема конуса нарастания образует сердцевину, а вокруг нее закладывается прерывистое (у березы) кольцо прокамбия, которое вначале формирует первичную ксилему, а затем уже переходит в камбий; так что сердцевину в почечном следе окружают не сердцевинные лучи материнского органа, а элементы первичной ксилемы *(9)*.

Строение каповой почки до зоны дифференциации вторичных тканей соответствует описанию строения верхушки побега двудольных (Esau, 1953; Кондратьева-Мельвиль, 1956; Лотова, 1966). Прокамбий можно видеть у основания первого-третьего листовых зачатков, дифференциация элементов первичной ксилемы начинается на уровне оснований четвертого-пятого листовых зачатков. Клетки прокамбия вытянутые, веретеновидные, с густой протоплазмой. Первичная ксилема представлена мелкими сосудами с кольчатыми и спиральными утолщениями стенок. В зоне заложения камбия появляются членики проводящих элементов с лестничными порами, затем они постепенно переходят к элементам древесины с нормальной для березы точечной поровостью. Сосуды с лестничными порами и переходные элементы можно наблюдать уже в конических выростах древесины капа. Первичная флоэма практически неразличима.

Первичная кора ближе к верхушке почки, состоит из однородных паренхимных округлых или слегка вытянутых клеток; ниже в этих клетках появляются в значительном количестве кристаллы щавелевокислого кальция; ближе к основанию почки в первичной коре видны группы тяжей лубяных волокон. Резкого перехода междv первичной корой почки и лубом капа не существует.

В пазухах зачаточных листьев у сформировавшихся каповых почек почечных зачатков или меристематических бугорков обнаружено не было. Не встречено и почек «скрытых» или погруженных в кору, как это описано в работах Красовского, Соколова, Соснина, (1938) и Ляшенко (1964). В данном случае не совсем понятно выражение «кора». Если речь идет о лубе, то благодаря верхушечному росту почка может находиться в нем только в процессе ее формирования, а затем должна оказаться над ним. Отстать в скорости роста по сравнению с приростом луба она не может, так как луб нарастает снизу, а почка, вернее ее основание, составляют с лубом единое целое; во всяком случае переход между ними постепенный. Если же речь идет о корке, мертвом лубе, то подобные случаи наблюдались и нами. Деревья в насаждениях каповой березы весьма многоформенны по строению коры; у деревьев с особенно толстой корой поверхность капа покрыта толстым слоем грубой корки. Почки у таких капов видны только в трещинах, между пластинками корки, большая же их часть находится под коркой. Верхушки этих почек часто расплющены, прижаты, но, находясь под пластинками корки, почки тем не менее не погружаются в луб, а находятся над его поверхностью. Вероятно, захороненной в лубе может оказаться лишь недоразвившаяся и прекратившая рост придаточная почка.

Интересным с анатомической точки зрения представляется и строение древесины капа. Получить строго ориентированные поперечные или радиальные срезы древесины капа обычно не удается из-за сильной свилеватости. Часто на одном таком срезе находятся участки с элементами древесины, ориентированными как на поперечных, радиальных и переходных по ориентации срезах. Более постоянная картина наблюдается на тангентальных срезах (*10*).

На тангентальных срезах прежде всего обращают на себя внимание сближенные группы включений сердцевины с радиально расположенными по их краям рядами клеток первичной ксилемы — следы каповых почек. Каждый почечный след окружает более или менее четко отграниченное кольцо древесины конического выроста, состоящей из коротких трахеид и массы паренхимных клеток; в разрывах кольца первичной ксилемы от сердцевины отходят первичные сердцевинные лучи. Как отмечалось раньше, сосуды в древесине конических выростов мелкие и весьма малочисленны, так что водоснабжение почки осуществляется главным образом за счет сосудистых трахеид. Элементы древесины в центре этой зоны своим расположением несколько напоминают поперечный срез ветки. На границе зоны конических выростов элементы древесины изгибаются, как бы окружая эту зону. Остальная масса древесины капа состоит из тех же элементов, что и нормальная древесина березы пушистой. Своеобразно расположение этих элементов: огибая следы почек, они постоянно изгибаются, образуя петли, зигзаги, спирали. Следует отметить и характерное для капа изменение в соотношении тканей: в древесине капа по сравнению с нормальной древесиной березы совершенно очевидна усиленная паренхиматизация за счет уменьшения доли сосудов (*11*, *12*).

В заключение мы позволим себе сделать предположение относительно причин, вызывающих образование этих наплывов. Вероятно, массовое возникновение меристематических очагов в камбиальной зоне и лубе, заложение громадного количества придаточных почек и, наконец, усиление активности камбия, приводящее к образованию наплывов древесины, вызывается нарушением баланса ростовых веществ в определенном участке ствола, ветви или корня дерева. Как отмечалось выше, прикорневые капы образуются в результате разрастания нормального для березы скопления придаточных почек у шейки корня. Возможно, что ауксины, концентрирующиеся в апексах почек, воздействуют на окружающий луб и находящийся под группами почек камбий. В результате в лубе возникают меристематические очаги, дающие начало новым придаточным почкам, а стимулированный ростовыми веществами камбий начинает усиленно делиться и образует наплыв; вновь появившиеся придаточные почки повышают концентрацию ростовых веществ в лубе, вызывая образование новых очагов меристемы и способствуя дальнейшему росту наплыва древесины, и так далее. В случае стволового или ветвяного капа начало такому процессу, видимо, может дать любая группа разветвившихся спящих почек.

ЛИТЕРАТУРА

Адамович Э. И. (1960). Наплывы на стволах деревьев. Рефераты и тезисы докладов научн. конф. Пермск. с-х. инст. — Багаев С. Н. (1963). Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области. Лесн. хоз., 6. — Багаев С. Н. (1964). Развитие спящих почек и причины капообразования на березе. Изв. высш. учебн. заведений. — Баранова Е. А. (1952). Образование наплывов на стеблях эвкалипта. Бюлл. Главн. бот. сада, 14. — Барыкина Р. П. (1954). Образование прикорневых отпрысков у некоторых деревьев и кустарников, используемых в степном лесоразведении для скрепления почвы. Автореф. канд. диссерт. — Барыкина Р. П., Л. И. Лотова. (1966). Анатомо-морфологическое исследование сеянцев и корневых отпрысков плоскосемянника. Вестн. Моск. унив., 5. — Иванов Л. А. (1939). Анатомия растений. — Казарцев И. А. (1962). Каповые формы грецкого ореха. Научная информация. Всес. инст. лесовод. и механизац. лесн. хоз., 1/II. — Козьмин А. В. (1965а). Каповая береза. Лесн. хоз., 11. — Козьмин А. В. (1965б). Селекция и культура каповой березы. Автореф. канд. диссерт. — Козьмин А. В. (1968). О каповой березе. Лесн. хоз., 9. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1957). Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых однодольных. Делегатск. съезд Всес. бот. общ. Тезисы докладов, 1. Л. — Красовский П. А., С. Я. Соколов, Л. И. Соснин. (1938). Ореховые леса Южной Киргизии. Раст. сырье, 1. — Лотова Л. И. (1957). О некоторых анатомических особенностях развития побегов яблони. Вестн. Моск. унив., 13. — Любименко В. Н. (1901). О спящих почках. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XXXI. — Лярская Р. П. (1958). Образование корневых отпрысков у облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.) Научн. доклады высш. школы, биолог. науки, 2. — Лярская Р. П. (1959). Некоторые особенности естественного вегетативного размножения уксусного дерева (*Rhus typhyna* L.) корневыми отпрысками. Научн. доклады высш. школы, биолог. науки, 1. — Ляшенко Н. И. (1964). Биология спящих почек. — Махнев А. К. (1965). Капокорешковая береза в Припышменских борах лесостепного Зауралья. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 8, 2. — Пасечник С. Т. (1960). Капокорешковую форму грецкого ореха — в производство. Лесн. хоз., 6. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Соколов Н. О. (1939). Капокорешковая береза. Лесн. хоз., 11. — Соколов Н. О. (1941). Капокорешковая береза. Автореф. канд. диссерт. — Юрцев В. Н. (1955). Особенности новообразований и стадийного развития придаточных почек и побегов у многолетних травянистых и древесных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXII, 1. — Яблоков А. С. (1962). Селекция древесных пород. — Bannan M. W. (1941). Vascular rays and

adventitious root formation in *Thuja occidentalis*. Amer. Journ. Bot., 28, 6. — Clowes F. A. (1961). Apical meristems. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Girouard R. M. (1967). Initition and development of adventious roots in stem cuttings of *Hedera helix*. Canad. Journ. Bot., 45, 10.

Московский лесотехнический институт,
Московская область.

(Получено 11 VII 1969).

SUMMARY

A burl is a bud-carrying callus of wood that can be situated at the root collar, on the trunk and on the branches of trees. Specific anatomical features of the wood of burls are determined by the curly-grain structure of its elements resulting from the development of adventitious buds and the parenchymatization of the tissues. The phloem of the burl is characterized by the capacity of the formation of a meristematic callus giving rise to new adventitious buds. The intensification of the cambium activity in the zone of the burl is probably stimulated by an increased concentration of the growth substances formed in the apices of numerous adventitious buds.

УДК 634.0.114.361 : 577.11 (253)

В. В. Пономарева

ЛЕС КАК ЭЛЮВИАЛЬНОУСТОЙЧИВЫЙ ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ[1]

V. V. PONOMARIOVA. THE FOREST AS AN ELUVIUM-RESISTANT TYPE OF VEGETATION

В географии лесов наиболее ярко проявляется их связь с влажным климатом. Причиной этого считают влаголюбие древесных пород. Однако условия водоснабжения растений неразрывно связаны с условиями их зольного и азотного питания, поскольку вода является растворителем питательных веществ почв. При высоком атмосферном увлажнении вода интенсивно выносит из почв элементы питания растений. Поэтому связь лесов с влажным климатом нельзя представлять в виде простой функциональной схемы: влажный климат → лес как влаголюбивый тип растительности; эта связь имеет более сложный, опосредованный характер: влажный климат → сильное вымывание (элювиирование) из почв элементов питания растений → лес как элювиальноустойчивый тип растительности. Леса обладают мощными и совершенными приспособлениями к обитанию в сильно влажных условиях, с чем связана их огромная роль в биосфере.

В настоящее время новые природные закономерности все чаще выявляются на стыке смежных наук. Это означает, что мы все больше познаем мир явлений как сложное и гармоничное целое. Таким сложным и неделимым в функциональном отношении целым являются растительные сообщества и связанные с ними почвы.

В этой статье мы хотим привлечь внимание геоботаников и лесоведов к вопросу, который касается также почвоведения и вытекает из изучения различных типов взаимоотношений между растительными сообществами и почвами. В почвах, «как в зеркале» (выражение В. В. Докучаева), отражаются те стороны жизни фитоценозов (и их влияние на земную среду обитания), которые нередко остаются вне поля зрения геоботаников. Растительный мир настолько богат и разнообразен, исследование его требует такой дифференциации знаний и подходов, что далеко не всегда оно проводится в достаточно глубокой связи с вопросами экологии, особенно почвенной.

Так, читая капитальную сводку «Основы лесной биогеоценологии» (1964), мы заметили, что с позиций почвоведения можно было бы несколько дополнить трактовку каузальных вопросов этой науки. В этой книге обобщен огромный материал и опыт изучения разных сторон лесной биогеоценологии, но имеется, на наш взгляд, недостаток, обусловленный, вероятно, молодостью данной науки. Мы бы сказали, что в книге отсутствует критерий, который позволил бы провести ясный рубеж между лесами и другими растительными сообществами с точки зрения экологии и значения в жизни нашей планеты. Между тем такой рубеж существует.

Еще Г. Ф. Морозов (1926) писал: «Лес — явление географическое». К этому можно добавить, что лес — явление и геологическое. По мнению геологов (Erhart, 1967, и др.), леса сыграли огромную роль в геологической истории Земли — в образовании горных пород определенного состава и состава гидросферы, атмосферы, не говоря уже о том, что от прошлых геологических эпох леса оставили в земной коре огромные залежи каменного угля. Аналогия с геологическими явлениями напрашивается и морфологическая. Среди растительного мира леса возвышаются как горы среди равнин. Однако мы не знаем, почему это так. Почему деревья имеют такую биоморфологическую структуру?

---

[1] Термин «элювиальноустойчивый» образован по аналогии с такими употребительными терминами, как солеустойчивость, засухоустойчивость, морозоустойчивость растений и т. п.

Нельзя сказать, что жизненная форма дерева изучена достаточно хорошо с экологической стороны. Так, в специальной монографии И. Г. Серебряков (1962 : 240) пишет по данному вопросу: «Дерево в биологическом отношении оказывается жизненной формой растений, более всех других приспособленной к тому, чтобы занимать максимальное жизненное пространство и верхние ярусы фитоценозов. Исторически эта форма сложилась в климатических условиях, благоприятствующих длительному росту растений, и в ценотических условиях, вызывающих необходимость роста органов ассимиляции вверх. Как писал Ирмшер (Jrmsher, 1922 г.), «...дерево — это идеальнейшее воплощение беспрепятственного хода жизненных процессов...». Другие жизненные формы, от кустарников до однолетних трав, по Ирмшеру, суть выражение реакции на те или иные неблагоприятные для роста условия».

Мы позволим себе заметить, что подобная характеристика биоморфы дерева не очень определенна и не исчерпывает вопроса.

В геоботанике многие растительные сообщества получили название от экологических условий, с которыми они связаны. Так, существуют пойменные луга, болотная, пустынная, солончаковая растительность и т. п. Каким образом мы можем определить с экологической точки зрения лесные растительные сообщества? Такого определения в науке нет. Известно лишь, что в своем громадном большинстве леса связаны с условиями высокого атмосферного увлажнения и горными, главным образом склоновыми формами рельефа.

Причиной связи лесов с влажным климатом обычно считают влаголюбие древесных пород. Но так ли это? Убедительная критика этого положения была дана еще П. А. Костычевым (1886). В результате тщательного исследования вопроса он пришел к выводу, что «...древесная растительность может переносить сильные и продолжительные засухи несравненно лучше травяной растительности» (1951 : 162). Это совершенно естественно, так как при одном и том же климате древесная растительность запасает в своей биомассе огромное количество воды по сравнению с тем, что может содержать в своей биомассе травяная растительность.

Изучая лесные почвы в их основных ареалах, мы видим, что типично лесные биоценозы не связаны с высокоплодородными почвами, что лес не накапливает в почвах значительных запасов питательных элементов в отличие от травяных сообществ, которые способны формировать очень богатые, например черноземные почвы и дерновые. На эту характерную особенность лесных почв обратили внимание все первые исследователи русских почв — Ф. И. Рупрехт (1866), В. В. Докучаев (1883), П. А. Костычев (1886); это же заметил Г. Ф. Морозов (1926). Костычев (1951 : 101) писал: «Тот факт, что после лесной растительности в почве не оказывается значительного содержания перегнойных веществ, замечен был еще Рупрехтом и с той поры подтвержден всеми исследователями, обращавшими внимание на этот вопрос».

Заметим, что приведенное мнение крупнейших почвоведов прошлого основано не на изучении лесов и почв северных областей, где указанная закономерность особенно бросается в глаза, а главным образом на исследованиях серых лесных почв, чередующихся с массивами черноземов в лесостепной полосе. Так, нередко первые свежие впечатления от предмета исследования оказываются более правильными, а последующие — временно уклоняются от истины.

П. А. Костычев приложил немало усилий для объяснения этой важнейшей почвенно-геоботанической закономерности — неспособности лесов создавать под своим древостоем высокоплодородные почвы, оставив нам ряд тщательных теоретических и экспериментальных изысканий по данному вопросу. Он стремился обосновать связь лесов в лесостепной полосе с приподнятыми элементами рельефа и крупноземистостью грунта, объясняя ее лучшими условиями водоснабжения растений в указанных топографических и литологических условиях. Исследовательская мысль Костычева очень близко подошла к главному руслу, по которому следовало идти в решении этого вопроса. Теперь, спустя почти 100 лет после настойчивых исканий Костычева, нам необходимо и уже нетрудно дойти до корней истины в данном вопросе.

Сравнивая огромную биомассу леса вместе с подстилкой (если она имеется) и, как правило, незначительный и небогатый минеральный слой почвы под лесом, с одной стороны, а с другой — наблюдая очень небольшую биомассу травяных ценозов и мощный, богатый, нередко метровый гумусовый горизонт под ними, например в черноземах, нельзя не обратить внимания на эту громадную природную диспропорцию и не сделать отсюда столь очевидного вывода о совершенно различных взаимоотношениях растительности и почв в сообществах древесных и травяных растений в соответствии с их резко различными биоморфологическими свойствами. Влияние на почву столь различных типов растительности и не может быть одинаковым.

Лесные растительные сообщества, имея многолетнюю, часто многовековую, огромную надземную биомассу, создают необходимые им запасы элементов-органогенов в основном не в минеральной толще почвы, а в своем живом веществе, в котором периодически отмирающая и опадающая часть (листья, хвоя, части веток, коры и т. п.) наиболее богата зольными элементами и азотом, и после отмирания и поступления на почву она дает каждый год собственный удобрительный материал для того же леса. Зольный состав этого опада по содержанию и соотношению в нем макро- и микроэлементов полностью отвечает потребностям сбросившего этот опад растительного сообщества.

Действительно, в большинстве случаев (исключая сильнотравянистые леса умеренных зон) лес не обогащает верхние минеральные горизонты почвы, а, напротив, выбирает из них те питательные элементы, которые ему нужны, и держит их в своей, главным образом надземной биомассе. Круговорот элементов в лесах происходит главным образом (хотя и не исключительно) над минеральной толщей почвы — между живыми организмами и поступающими на поверхность почвы растительными остатками, из которых при определенных условиях образуется постоянный слой лесной подстилки. У травяных же ценозов, надземная часть которых почти целиком отмирает ежегодно, круговорот элементов осуществляется собственно в почве. Этот второй тип круговорота возможен и целесообразен лишь в определенных, не слишком промывных условиях, например в степных и лугово-степных сообществах, поймах рек и т. п. В соответствии с этим, как установили Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич (1965), наблюдается совершенно различное соотношение между надземной и подземной частями биомассы в лесных и травяных сообществах. В лесах резко преобладает надземная биомасса над подземной, корневой, вероятно потому, что здесь и вода, и питательные элементы, заключенные в опаде, поступают на почву сверху и не нужно извлекать их из глубоких горизонтов почвы. В травяных же сообществах преобладает подземная часть над надземной, видимо, потому, что в поисках воды, а следовательно и зольной пищи, растения должны осваивать корнями значительный, нередко огромный объем почвы.

Отсюда нетрудно осознать ту более или менее общую особенность, как бы закон лесной жизни, который отражает главное свойство лесных биоценозов и самые причины их существования на Земле. Это общее состоит в том, что как в прошлой истории Земли, так и в настоящем леса связаны с более или менее резко выраженными элювиальными (eluvio — вымываю) условиями, т. е. условиями сильного вымывания из почв элементов зольного и азотного питания растений (заметим, что когда химический элемент освобождается из кристаллической решетки минералов под влиянием выветривания и вовлекается в биологический цикл, его растворимость в природных водах сильно увеличивается).

Недаром большинство лесов связано с влажными и в то же время хорошо дренированными местообитаниями, т. е. с промывным водным режимом почв; недаром — это типичная растительность горных, причем главным образом склоновых форм рельефа, откуда возможность выноса элементов-органогенов с жидким и твердым стоком особенно велика; недаром леса не выносят засоления почв и бессточных условий; недаром леса внедряются в лесостепь в основном по приподнятым и склоновым, хорошо дренированным формам рельефа, а южнее и севернее своего основного ареала они заходят в соседние растительные зоны по хорошо водопроницаемым и бедным песчаным породам. Примеры эти можно было бы многократно умножить. Они свидетельствуют о том, что в почвенно-экологическом отношении растения лесов стоят на противоположном полюсе по отношению к солеустойчивым растениям, — они элювиальноустойчивы, и именно поэтому как в прошлой истории Земли, так и в настоящем леса занимают в основном резко выраженные элювиальные местообитания.

Благодаря громадному влиянию воды на пищевой режим растений экологическая связь лесов с влажным климатом не отвечает простой функциональной схеме: влажный климат → лес как влаголюбивый тип растительности; эта связь имеет более сложный, опосредованный характер: влажный климат → сильное вымывание (элювиирование) из почв элементов питания растений → лес как элювиальноустойчивый тип растительности.

Леса в совершенстве приспособлены к этим неблагоприятным, вернее сказать, специфическим условиям зольного и азотного питания, которых не выдерживают или плохо переносят травяные сообщества. За очень длительный период существования на Земле у лесов выработались мощные и совершенные приспособления к условиям высокого атмосферного увлажнения, причем эти морфологические и физиологические особенности лесных растений, как нам кажется, трудно объяснить, исходя из какой-либо иной точки зрения. Назовем главные из них.

1. Самое главное — это гигантизм, многолетность и долговечность лесных растительных сообществ, благодаря чему они прочно и постоянно удерживают в своей огромной биомассе усвоенные из верхнего слоя земной коры запасы элементов-органогенов и возвращают их частично с опадом на землю лишь для того, чтобы по возможности быстро и без потерь на вымывание вовлечь их в новый биологический цикл. Благодаря этим свойствам лесная растительность зависит в своем зольном и азотном питании в большей степени от собственного органического опада, чем от минеральных горизонтов почвы. Чем сильнее выражены элювиальные условия обитания леса, тем в большей степени его биологический круговорот приближается к автономному, замкнутому типу.

Именно поэтому под типично лесными сообществами — таежными, влажнотропическими, некоторыми влажносубтропическими и т. п., мы, как правило, не находим высокоплодородных почв, а скорее наоборот, под такими лесами образуются почти бесплодные минеральные горизонты и толщи, нечто вроде выработанной организмами и отброшенной (в том смысле, что эти горизонты мало корнеобитаемы) ими «руды» — подзолистые, каолинизированные, аллитизированные, латеризованные горизонты, почти лишенные элементов питания растений и поглотительной способности. И естественно, что сведéние леса на таких истощенных минеральных субстратах нередко приводит к тому, что послелесные земельные территории оказываются непригодными ни для возобновления леса, ни для возделывания сельскохозяйственных культур; требуется вложение огромных средств, чтобы сделать их снова годными для жизни растений.

Считаем уместным привести здесь характеристику особенностей плодородия почв влажнотропических лесов, по Ричардсу (1961): «...при наличии вполне развитой почвы основная масса питательных веществ содержится в живой растительности и в слое перегноя, между которыми существует почти замкнутый круговорот... Существование этого замкнутого цикла объясняет, почему почва, производящая роскошный тропический дождевой лес, после расчистки и культивации может оказаться далеко не плодородной... При обычной системе подсечно-огневого земледелия, практикуемой в областях тропического дождевого леса, редко можно снять больше двух-трех урожаев подряд без длительного промежуточного периода кустарниковой залежи... На очень бедных пористых почвах тропического дождевого леса, таких как подзол леса Уаллаба в Брит. Гвиане, возможно, не удастся получить и одного урожая» (стр. 241—242).

В известной степени это можно отнести и к нашим таежным областям, где на подзолах и сильноподзолистых почвах в прошлом тоже существовала подсечно-огневая система земледелия, причем в большинстве случаев срубленный лес даже не вывозился, а сжигался на месте.

Таким образом, леса — это собиратели и постоянные хранители в своем живом веществе элементов-органогенов в таких условиях, где без лесного покрова эти элементы были бы вымыты из верхнего слоя земной коры обильными атмосферными осадками. Не будет ошибкой сказать, что среди растительного мира леса́ в наибольшей степени выполняли в прошлом и выполняют в настоящем функцию борьбы с силами энтропии.

2. Замечательным приспособительным свойством лесных сообществ является широкое распространение в них, не только в тропиках, но и в северной тайге, вечнозеленых жизненных форм растений, которые не сбрасывают листву или хвою всю сразу и тем в большей степени предохраняют заключенные в них элементы-органогены от вымывания атмосферными осадками. Интересно, что до сих пор не найдено удовлетворительного объяснения вечнозелености темнохвойной тайги (Толмачев, 1954), странным образом сближающей эти северные леса с их климатическим антиподом — вечнозелеными лесами влажных тропиков. Полагаем, что объяснение этой странной для севера особенности хвойных лесов нужно искать в их приспособленности к резко выраженным элювиальным условиям. Постепенный переход к югу наших вечнозеленых хвойных лесов сначала в хвойно-широколиственные, а затем в широколиственные, полностью листопадные леса, есть следствие постепенного ослабления в этом направлении степени элювиальности почвенных условий.

3. Очень важно то, что жизнь леса никогда не прекращается на занятой им территории (лес никогда не оставляет почву обнаженной и, следовательно, доступной разрушительному влиянию воды и ветра), если не происходит вмешательства человека или лес не уничтожается природными катастрофами различного порядка. В непрерывности освоения лесом резко выраженных элювиальных местообитаний заключается его жизнеспособность. Уничтожение по тем или иным причинам лесов надолго выводит из строя эти сложные и внутренне очень слаженные биологические системы. Иногда их гибель становится необратимой, и тогда земельные площади, на которых обитали в прошлом леса, развеваются ветром и размываются водой до состояния, близкого к пустыням. На земле известны такие послелесные антропогенные пустыни. Причина их образования все в том же — в некоторых земных условиях трудно уже на истощенном, сильнопромываемом субстрате повторно создать необходимые запасы элементов-органогенов в живом веществе нового поколения леса.

4. Одним из наиболее убедительных свидетельств того, что леса приспособлены к экстраэлювиальным условиям обитания и что для борьбы с ними у лесов выработался более или менее автономный тип зольного

и азотного питания, является поверхностное распределение сосущей корневой системы в большинстве типов лесов, особенно северотаежных, влажнотропических и сходных с ними. Эта диспропорция между высокими, тяжелыми, колонообразными стволами деревьев и поверхностным распределением в почве массы их корней, которые, казалось бы, должны служить им надежной механической опорой, а на самом деле таковы, что не гарантируют их от ветровала, особенно красноречива.

Заметим, что в книге «Основы лесной биогеоценологии» поверхностную корневую систему таежных, влажнотропических и подобных им лесов объясняют неблагоприятными физическими свойствами глубоких горизонтов таежных почв и неблагоприятным газовым режимом глубоких горизонтов влажнотропических почв (Зонн, 1964). Такое объяснение нам представляется очень далеким от истины. Ведь рыхлость и связанная с нею воздухопроницаемость почвенных горизонтов создаются не какими-либо посторонними причинами, а самими корневыми системами растений, если им жизненно необходимо освоить тот или иной горизонт почвы как источник зольной пищи и воды. Корни растений, особенно древесных, способны разрушать и разрыхлять скальные горные породы. В сухих чрезвычайно плотных полупустынных почвах корни растений проникают вглубь на несколько метров.

Не может быть сомнений в том, что поверхностные корневые системы типичных лесных сообществ влажного климата есть наиболее прямой и очевидный показатель их приспособленности к питанию зольными элементами и азотом, поступающими сверху с мертвым опадом. Зачем, образно говоря, корням углубляться в почти бесплодную толщу почвы (оподзоленную, или каолинизированную, или аллитизированную), когда основной и идеальный по составу и степени доступности источник зольного и азотного питания поступает на поверхность почвы и находится здесь в форме разлагающегося опада или подстилки? Кстати, и вода в лесных местообитаниях постоянно поступает сверху из атмосферы, да еще приносит с собой элементы питания как атмосферного происхождения, так и вымываемые из крон деревьев. Даже в дождевых тропических лесах с их деревьями огромной высоты корневая система, по описаниям Ричардса (1961), сосредоточена главным образом «в верхнем 20 см слое перегноя». Между ним и лесом существует почти замкнутый биологический круговорот.

Многочисленные, порой удивительные примеры роста корней не вглубь, а в стороны, в окружающий деревья перегной, и даже вверх, а также вырастание мочковатых корней из ветвей деревьев и повисание их в воздухе в условиях влажного тропического климата приводятся в недавно опубликованной у нас книге Э. Меннинджера «Причудливые деревья» (1970). Во многих местах книги автор пишет, что причины такого необычного поведения корней неизвестны. Между тем в свете всего изложенного естественно предположить, что в сильно влажном климате деревья вынуждены пытаться использовать все возможности зольного питания в надпочвенной среде — элементы, поступающие из атмосферы, вымываемые из крон деревьев, приносимые морскими прибоями и ветрами и т. п.

5. Очень показательно наличие в лесах, особенно северных, лесной подстилки. Часто, особенно в прошлом, на подстилку смотрели как на зло из-за незнания законов жизни лесных экосистем. До сих пор еще сгребают и сжигают опавшую листву в городских парках, лишая деревья наиболее необходимой для них, оптимальной по составу и соотношению ингредиентов, зольной и азотной пищи. Ведь собственный листовой или хвойный опад для древесных растений является таким же идеальным источником питания по составу и степени усвояемости, как например молоко млекопитающих для их детенышей. Никакое искусственное удобрение не способно его заменить полностью, а добывание его лесной растительностью вновь из минеральных горизонтов почвы, к тому же уже истощенной, процесс несомненно трудный и длительный, ввиду много-

компонентного и всегда индивидуального состава золы растений, состоящей из определенного набора макро- и микроэлементов и в определенных соотношениях.

Лесная подстилка и ее типы находятся в органической закономерной связи с теми условиями, в которых живет определенный тип леса. Она обеспечивает определенный тип и режим зольного и азотного питания лесного сообщества, помогая ему бороться с элювиальными условиями. Так, при медленном разложении лесной подстилки в холодных и влажных условиях корневые системы растений, мхи и микроорганизмы успевают с максимальной полнотой, почти без потерь на вымывание, ассимилировать из нее освобождающиеся элементы-органогены. Эту закономерность ясно показывают лизиметрические наблюдения за составом передвигающихся в почвах растворов (Пономарева и др., 1968; Ponomareva и др., 1968). Вопреки распространенным представлениям о сильном вымывании из лесной подстилки элементов-органогенов в условиях холодного и влажного климата оказалось, что чем медленнее разлагается лесная подстилка, тем меньше из нее вымываются минеральные элементы, так как они удерживаются в неразложившихся растительных тканях и непосредственно из подстилки усваиваются корнями растений и другими организмами.

6. Очень важным свойством является олиготрофность многих лесных растений, особенно в условиях Севера; она служит отличным приспособлением к медленному разложению лесного опада и медленному освобождению из него питательных элементов. Способность организмов усваивать элементы-органогены, находящиеся в очень рассеянном состоянии, усиливает их в борьбе с элювиальными условиями. Лизиметрические исследования, на которые мы сослались выше, показывают, что в условиях песчаных подзолов и сильноподзолистых почв, бедных питательными элементами, почвенные организмы не в состоянии удержать от вымывания лишь то, очень небольшое количество элементов питания, которое соизмеримо с их поступлением в почву из атмосферы (с пылью, осадками).

7. В свете изложенного нам представляется очень сложной, требующей громадной опытно-исследовательской работы, проблема удобрения лесов. Дело в том, что биология и требования к режиму минерального питания у однолетних сельскохозяйственных культур и многолетних древесных пород, среди которых много олиготрофов, совершенно различны. Поэтому не может быть речи о прямом использовании и приложении достижений агрохимии к удобрению лесов. В сельском хозяйстве эффективность удобрений может быть выяснена в каждом конкретном случае, для определенной культуры, за 1—2 года, а их последействие — за небольшое число лет. В лесном хозяйстве для этого потребуются десятки, а иногда и сотни лет.

В сельском хозяйстве существует четкая корреляция между богатством или удобренностью почвы и урожаем растений. В лесных растительных сообществах такой четкой корреляции нет, она сильно осложнена. Нередко высокобонитетные леса связаны именно с бедными, например песчаными почвами. Древесные породы по самой своей экологии и биоморфологии приспособлены к особому, весьма умеренному режиму минерального питания и снижают качества своей древесины на более или менее «жирных» почвах. Например, дуб или сосна на черноземах отличаются худшими качествами древесины, чем на почвах типа серых лесных. Выше мы приводили пример огромного несоответствия между высокой продуктивностью влажнотропических лесов и почти полным бесплодием минеральной толщи почв, на которых они обитают (по Ричардсу, 1961). И самое главное то, что такое положение для лесов нельзя считать чем-то исключительным или неестественным.

В связи с этим естественно задуматься над вопросами, не приведет ли минеральное удобрение древесных пород (особенно неумеренное и нерациональное) со временем к пышному развитию их листового аппарата, а не древесины, к смене хвойных пород лиственными, мохового покрова травяным, к увеличению конкурентной способности трав в лесных местообитаниях, и в общем не нарушат ли удобрения веками и тысячелетиями сложившиеся законы жизни лесных экосистем?

Опасаясь быть причисленной к противникам удобрений лесов, заметим: мы далеки от того, чтобы огульно отрицать полезность применения удобрений в лесном хозяйстве, но хотим подчеркнуть, что это составляет громадную научную проблему, что к удобрению лесов с их особым типом зольного питания, долговечностью и многими другими особенностями, к тому же мало изученными, нельзя подходить с теми же теоретическими предпосылками, как например к удобрению поля ржи. В этом отношении мы находим поддержку у Ж. Дорста, который в своей знаменитой книге «До того как умрет природа» (1968 г.) пишет: «Современное лесоведение склонно рассматривать лес как «поле» полезных человеку деревьев, подобное полю ржи, но биолог считает это представление искусственным и не может разделять иллюзии статистиков, которые предполагают, что исчезающие естественные сообщества можно заменить сообществами, созданными руками человека. Искусственные растительные сообщества неизмеримо беднее естественных» (стр. 144).

Конечно, леса не представляют абсолютно однообразных растительных сообществ, а широко варьируют по составу лесообразующих древесных пород, отсутствию или наличию и составу подлеска, травяного, мохового покрова и т. д. Все изложенное в этой статье мы относим главным образом к типичным лесным сообществам, занимающим на Земле громадные цельные массивы, таким, как таежные и влажнотропические леса, многие мертвопокровные леса умеренно теплого и влажного климата и т. п. Но совершенно естественно, что в мире лесов имеются отклонения и даже исключения из того общего правила, которое мы стремимся обосновать. Они встречаются главным образом на краевых позициях распространения лесов, в переходных зонах или в особенно специфических природных и культурных условиях. К их числу относятся дубравы на серых и темносерых лесостепных почвах, а иногда — в виде небольших островов встречающиеся и на черноземах; травянистые лиственничные леса Сибири на «черноземовидных» почвах; такие феномены в мире лесов, как мангровые леса тропических морских побережий, обитающие на своеобразном засоленном субстрате, и др.

Что можно сказать об этих и других исключениях? Во-первых, они занимают незначительные площади по сравнению с общей площадью лесов, во-вторых, и это главное, — при внимательном анализе исключения обычно подтверждают правило. Но их анализ потребовал бы от нас специальной статьи и даже не одной. Поэтому остановимся на одном исключении, казалось бы, противоречащем нашей точке зрения — на случаях наличия под лесом почв с хорошо выраженным гумусовым горизонтом (вплоть до черноземного типа).

Факты наличия лесов (главным образом небольших травянистых дубрав) на почвах бесспорно черноземного типа хорошо известны (Афанасьева, 1965, и др.). Но они еще не доказывают лесного происхождения таких участков черноземов, о чем писали В. В. Докучаев (1883) и некоторые другие ученые, а совсем недавно — автор данной статьи (Пономарева, 1970). В самом деле, еще нет такого исследования, в котором было бы показано (и притом не голословно), каким именно образом лес, поверхностный лесной опад и лесные корневые системы образуют почвы черноземного типа и чем этот «черноземно-лесной» процесс отличается от хорошо изученного со времени Докучаева и Костычева процесса образования черноземов степными и лугово-степными сообществами.

Что касается «черноземовидных» и других форм накопления гумуса в лесных почвах, то в их образовании играют большую роль два основных фактора: 1) в одних случаях сильная травянистость лесов, под влиянием которой (а не под влиянием древесных пород) в лесных почвах образуется дерновый горизонт; 2) в других — сильная заторможенность процессов разложения растительных остатков, в результате чего аккумулятивный горизонт лесной почвы приобретает торфянистый характер.

Вообще следует иметь в виду, что почти все генетически лесные формы накопления органического вещества в почвах имеют в той или иной степени поверхностный и грубогумусный характер, обусловленный поверхностным или неглубоким распределением растительных остатков, заторможенностью процессов их разложения и слабой связью лесного гумуса с минеральными компонентами почвы (Кононова, 1963; Пономарева, 1964, и др.). Лесные формы гумуса устойчивы лишь в естественной обстановке, под теми лесами, которые их образуют и ежегодно пополняют свежим опадом. После же сведения леса и распашки почвы они довольно быстро подвергаются минерализации. Именно поэтому громадное большинство послелесных почв в условиях сельскохозяйственной культуры требуют высоких доз удобрений, особенно органических (!) и азотных. Поэтому какими бы порой значительными ни казались нам формы накопления органического вещества в лесных почвах, они не выдерживают сравнения с гумусом, который образуется под ассоциациями травянистых растений. Это не ускользнуло от внимания классиков почвоведения и лесоведения — Рупрехта, Докучаева, Костычева и Морозова.

Конечно, черноземные почвы, созданные, как можно полагать, не лесами, а степями, представляют благоприятный субстрат для искусственного разведения леса определенного состава; причем замечено, что под травянистыми широколиственными лесами свойства чернозема могут даже улучшаться по сравнению с тем, когда он находится под более сухой и более бедной растительными остатками степью и особенно под пашней. Из этого некоторые авторы (Зонн, 1964, и др.) делают вывод, что лес не только не деградирует, но улучшает чернозем. Однако в таких случаях лес очень близок в эколого-фитоценотическом отношении к ассоциациям луговой степи и он лишь использует давно сформировавшийся чернозем без вреда для него. При этом нельзя забывать, что лес разводят в степи не для улучшения свойств черноземов непосредственно под посадками леса (гораздо быстрее этого можно достигнуть посевами многолетних трав), а в более широких мелиоративных целях — создают полезащитные лесные полосы, имеющие в открытой распаханной степи многостороннее положительное значение для культурного ландшафта в целом.

Заключение

Леса существуют на Земле не потому, что они влаголюбивы и находят в определенных природных зонах Земли влагообеспеченные условия. Необходимо учитывать, что условия водоснабжения растений неразрывно связаны с условиями их зольного и азотного питания, поскольку вода — растворитель питательных веществ почв: она может приносить растениям минеральную пищу и, напротив, уносить ее от них. В естественных условиях обильное атмосферное увлажнение ведет к обеднению почвенного субстрата вследствие разбавления почвенных растворов и вымывания из почв питательных элементов. Недостаточное увлажнение приводит к другой крайности — засолению почв, умеренное увлажнение сочетается обычно с наиболее оптимальными условиями зольного питания растений.

Можно полагать, что леса возникли в далеком прошлом Земли и существуют по сей день потому, что на Земле всегда были и имеются громадные площади суши, интенсивно промываемые атмосферными осадками, которые потенциально способны вымыть из верхнего слоя земной коры элементы питания растений. Однако в процессе эволюции растений и растительных сообществ возникла как реакция на экстраэлювиальные условия многолетняя древесная жизненная форма, образующая ассоциации лесов и доминирующая в них. Накапливая и постоянно удерживая в своей огромной вечно живой биомассе элементы-органогены, леса создают мощное, практически непреодолимое препятствие их вымыванию за пределы биоценоза. Именно это обстоятельство является, по нашему мнению, определяющим в географии лесов. Подобно тому как без явлений засоления почв не было бы в растительном мире солеустойчивых растений, так и без наличия на Земле гумидных условий в прошлом и настоящем не возникли бы многолетние элювиальноустойчивые растительные жизненные формы, образующие ассоциации лесов.

При определении разнообразных вредных последствий беспорядочного уничтожения лесов необходимо учитывать, что с ними Земля теряет громадную по площади воздействия «живую машину», предохраняющую от необратимого рассеивания («вымывания» из ландшафтов суши) дефицитных химических элементов, которые концентрировались в живом веществе лесов многие миллионы лет и которые необходимы для жизни в целом, в том числе для жизни животных и человека.

От правильного понимания различных типов взаимоотношений растительных сообществ с земной средой их обитания — почвами зависят многие очень серьезные проблемы использования земель для нужд человечества. Из них можно назвать: 1) планирование масштабов и дифференцированный географический подход к эксплуатации лесов; 2) разработка рациональных и эффективных приемов лесовозобновления как на свежих вырубках, так и на старых, неблагополучных по лесовозобновлению; 3) планирование дифференцированного использования и рационального содержания различных земельных фондов, в частности планирование распашки новых целинных земель — где именно и в каких масштабах. Неверные шаги во всех этих направлениях приносят большой вред природе и человечеству.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева Е. А. (1965). Черноземы Средне-Русской возвышенности. — Докучаев В. В. (1883). Русский чернозем. — Дорст Ж. (1968). До того как умрет природа. — Зонн С. В. (1964). Почва как компонент лесного биогеоценоза. В сб.: Основы лесной биогеоценологии. — Кононова М. М. (1963). Органическое вещество почвы. — Костычев П. А. (1886). Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. — Костычев П. А. (1951). Избранные труды. — Меннинджер Э. (1970). Причудливые деревья. — Морозов Г. Ф. (1926). Учение о лесе. — Основы лесной биогеоценологии. (1964). Сб. под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Пономарева В. В. (1964). Теория подзолообразовательного процесса. Биохимические аспекты. — Пономарева В. В. (1966). Биогеохимическое значение леса. Изв. АН СССР, сер. географ., 5. — Пономарева В. В. (1970). Рецензия на книгу Г. И. Дохман. Лесостепь европейской части СССР. Бот. журн., 55, 4. — Пономарева В. В., Т. А. Рожнова, Н. С. Сотникова. (1968). Водная миграция элементов в лесных подзолистых почвах и ее соотношение с поступлением элементов из атмосферы. В сб.: Химия, генезис и картография почв. — Ричардс П. (1961). Тропический дождевой лес. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и круговорот элементов в различных типах растительности. — Рупрехт Ф. И. (1866). Геоботанические исследования о черноземе. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Erhart H. (1967). La genèse des sols enfant que phenoméne géologique. Esquisse d'une theorie géologique et geochimique. 2-е изд. — Ponomareva V. V., T. A. Rozhnova, N. S. Sotnikova. (1968). Lisimetric observations on the leaching of elements in podzolic soils. Trans. 9-th Int. Congr. of Soil Sci., I, Adelaide, Australia.

Центральный музей почвоведения
им. В. В. Докучаева,
Ленинград.

SUMMARY

A viewpoint is adduced and substantiated that with respect to the characteristics of their soil ecology forests are an eluvium-resistant type of vegetation. According to the author, the ecological association of forests with humid climate can not be regarded as capable of being illustrated by such a simple functional scheme as: humid climate → forest as a hydrophylous type of vegetation, this association is of a more complicated indirect character: humid climate→conspicuous leaching (eluviation) of the elements of plant nutrition from the soil → forest as an eluvium-resistant type of vegetation.

This determines many morphological and physiological characteristics of forest plant communities. Among the most important of these characteristics are the great longevity of forests and their adaptation to a more or less autonomous type of the ash and nitrogenous nutrition, i. e. a more or less closed type of the elements turnover. These characteristics of forests account for their tremendously important biogeochemical role in the life of the earth.

УДК 561.6

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ ИСКОПАЕМЫХ *JUGLANDACEAE*

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

P. I. DOROFEEV. A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF CERTAIN FOSSIL *JUGLANDACEAE*

В статье дана сравнительная характеристика современных и ископаемых плодов и эндокарпов *Pterocarya* и *Cyclocarya*. Устанавливается новый род *Sphaerocarya*. На основе критического пересмотра прежних определений описываются новы виды и новые комбинации *Cyclocarya* и *Sphaerocarya*.

В отложениях олигоцена и миоцена Западной Сибири эндокарпы *Cyclocarya* встречаются часто, а иногда они массовы. В тех же отложениях Европы они известны менее. Род *Cyclocarya*, выделенный сравнительно недавно из рода *Pterocarya* (Ильинская, 1953), трудно воспринимался палеокарпологами, так как в сравнительных коллекциях его плоды почти отсутствовали, а хотя бы удовлетворительных изображений его эндокарпов никто из систематиков не приводил. Поэтому бóльшая часть ископаемых остатков *Cyclocarya* относилась к *Pterocarya*. Род *Cyclocarya* близок к *Pterocarya*, но все же вполне самостоятельный, хорошо отличающийся в современной флоре по совокупности признаков, в том числе и по эндокарпам. Ископаемые эндокарпы *Cyclocarya* сильно отличаются о современных, а в некоторых признаках они ближе к *Pterocarya*, чем современные.

Вместе с *Cyclocarya* в олигоцене и *Cyclocarya* и *Pterocarya* в миоцене в Западной Сибири, на Урале, в Белоруссии и в Западной Европе встречаются более крупные, шаровидные, сверху слегка сплюснутые, снаружи почти гладкие эндокарпы, впервые найденные в Западной Германии а позднее и на территории СССР. Внешне сходные с *Carya* и некоторыми *Juglans*, а по внутреннему строению с *Cyclocarya*, эти эндокарпы ранее относились к *Engelhardtia*, *Carya* и *Cyclocarya*. Но по всем признакам они не отвечают ни одному современному роду и ниже описываются ка новый род *Sphaerocarya*.

В предлагаемой работе дана сравнительная характеристика эндокарпов *Pterocarya*, *Cyclocarya* и *Sphaerocarya*. После критического пересмотра ископаемых эндокарпов из разных коллекций дано описание новых комбинаций и новых видов *Cyclocarya* и *Sphaerocarya*. Кроме научного интереса, виды этих родов имеют большое стратиграфическое значение, что видно из геологического их распространения, приведенного в таблице. Бóльшая часть описываемых видов происходит из Западной Сибири. Подробные указания о местонахождениях, описания разрезов и сопровождающие комплексы даны в моей книге (Дорофеев, 1963).

Cyclocarya Iljinskaya, 1953

Плоды *Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinsk. имеют равномерно широкое (кольцевое) крыло, расположенное в одной горизонтальной плоскости, перпендикулярной к главной оси плода. Плоды *Pterocarya* дву

Распространение видов *Cyclocarya* и *Sphaerocarya* в отложениях Западной Сибири и Урала

Виды	Олигоцен		Миоцен		
	типы флор:				
	тавдинский	томский	тарский	киреевский	бещеульский
Cyclocarya tavdensis	—				
C. tomskiana		—	—	—	
C. tymensis		—			
C. crassa				—	
Sphaerocarya nikitinii		……	……	—	
Sph. uralensis			—		

крылые. Крылья продолговатые, отходящие под острым углом к главной оси, или полукруглые, почти горизонтальные. Наибольшая длина крыльев и наиболее высокий уровень их прикрепления приходятся на концы эндокарпа, удаленные от плоскости раскрывания, где проходит вторичная перегородка, хотя и в этом месте имеются следы крыльев в виде тонких линий низбегания, а иногда и узкой оторочки. Но признаки, приводимые для разделения этих родов в современной флоре, — плод со сплошным кольцевым крылом (*Cyclocarya*), плод двукрылый (*Pterocarya*) — у вымерших видов менее четки. Довольно часто у ископаемых плодов *Cyclocarya* крыло располагалось не в одной плоскости и было неравномерно широким, т. е. плоды *Cyclocarya* иногда были почти двукрылыми, как у *Pterocarya*. Более резко эти роды различаются по эндокарпам.

Эндокарпы *Pterocarya* (рис. 1, *1—14*) яйцевидные или овальные, вытянутые по высоте (*P. stenoptera* DC., *P. tonkinensis* Dode), или эллипсоидальные, вытянутые в ширину, в направлении первичной перегородки, проходящей в плоскости, перпендикулярной к плоскости раскрывания (*P. hupehensis* Scan), или в направлении вторичной перегородки (*P. insignis* Rehd. et Wils., *P. forrestii* Smith, *P. rhoifolia* Sieb. et Zucc., *P. macroptera* Batal.), или обратнояйцевидные, кубаревидные, как у *P. pterocarpa* (Michx.) Kunth, все снаружи ребристые. Ребра тонкие, сплошные, но только местами высокие, крылатые или толстые, обрывающиеся на одной высоте. Проводящие пучки лежат главным образом на гребнях ребер. Стенки тонкие или толстые, главным образом с полостями внутри. Первичная перегородка не сплошная, ближе к середине гнезда колоннообразная, в глубине гнезда более тонкая. Вторичная перегородка высокая, край ее прямой, слабо изогнут или с двумя сосцевидными бугорками в каждой половине эндокарпа, отходящими от места соединения первичной и вторичной перегородок (рис. 1, *2*, *5*, *9*).

Эндокарпы современной *C. paliurus* (рис. 1, *15—16*) крупнее эндокарпов большей части видов *Pterocarya*, от полюсов сплюснутые до линзовидных, в контуре сверху почти округлые. Поверхность верхней и нижней сторон с широкими и низкими радиальными валиками. Проводящие пучки лежат главным образом в понижениях. Стык верхней и нижней сторон сжат до острого, край эндокарпа, если глядеть на него сверху, извилистый. Стенки крепкие, деревянистые, но в сравнении с ископаемыми видами относительно тонкие, без полостей. Первичная перегородка толще, чем у *Pterocarya*. Вторичная перегородка почти или совсем отсутствует, с широким вырезом в середине. Эндокарпы *C. paliurus* довольно однообразны, что видно при сравнении эндокарпов дикорастущих экземпляров с эндокарпами из ботанических садов.

Эндокарпы ископаемых видов *Cyclocarya* гораздо более разнообразны даже в одной коллекции. Учитывая общее усыхание плодов при фоссилизации, следует считать, что при жизни они были несколько крупнее современных, более высокие, толстостенные, резче скульптированные, с более толстой первичной и более высокой вторичной перегородкам Формы изменчивости в какой-то степени повторяются у эндокарпов

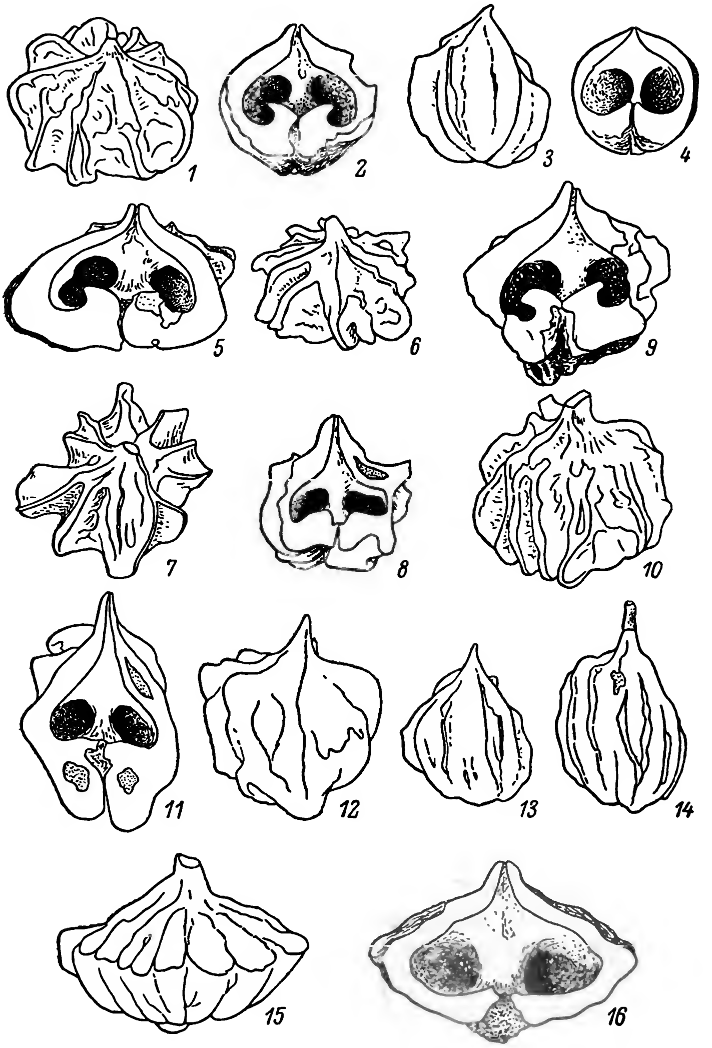


Рис. 1. Эндокарпы видов *Pterocarya* и *Cyclocarya*. (Увел. 3).

1—2 — Pterocarya insignis Rehd. et Wils.; *3—4 — P. stenoptera* DC.; *5—6 — P. rhoifolia* Sieb. et Zucc.; *7—8 — P. hupehensis* Scan; *9—10 — P. forrestii* Smith; *11—12 — P. pterocarpa* (Michx.) Kunth; *13—14 — P. tonkinensis* Dode; *15—16 — Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinsk.

разновозрастных коллекций, но крупным отрезкам времени отвечает н бор особых форм, которые в целом характеризуют самостоятельные вид

Cyclocarya crassa **(Dorof.) Dorof. comb. n.**

Табл. I, *10—16* (*вкл. в конце номера*)

1960. *Pterocarya crassa*, Дорофеев, Нов. данн. о трет. фл. Киреевско Яра, рис. 1, фиг. 5—7.
1963. *Pterocarya crassa*, Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири, стр. 14 табл. 20, фиг. 13, 16—17; рис. 29, фиг. 1—6, 11—12.
1963. *Cyclocarya sibirica*, Дорофеев, ibid., стр. 144, табл. 19, фиг. 11, 14 16; рис. 20, фиг. 7—10.

Голотип — пески с. Киреевского на Оби, миоцен (табл. I, *1*

Эндокарпы 4.5—7.0×4.5—7.5 мм, широко-яйцевидные или эллипсоидальн чаще неправильные, четко разделенные на верхнюю и нижнюю, почти равн части. Верхняя часть коническая, редко сводчато приподнята. Нижняя часть полушаровидная или усеченно-коническая, часто с ножкой. Столбик у многих высокий и толстый. Валики выступают резко, местами утолщены. Боковые бугорки крупные, одинаковые или разные по величине, иногда досковидно сплюснутые, с загнутыми вверх концами, расположенные на одном или разных уровнях. Стенки толстые, у единичных экземпляров имеются полости. Вторичная перегородка до 3 общей высоты.

Среди эндокарпов этого вида встречаются довольно близкие к современным *C. paliurus*, но бо́льшая часть их отличается асимметричностью, меньшей сплюснутостью от полюсов, более резкой скульптурой, неодинаковой величиной бугорков и разным уровнем их расположения, довольно высокой вторичной перегородкой.

Cyclocarya tymensis Dorof. sp. n.

Табл. I, *7—9*

1960. *Pterocarya crassa*, Дорофеев, Об олигоцен. фл. Дунаевского Яра, рис. 1, фиг. 7—9.
1962. *Pterocarya crassa*, Дорофеев, Палеокарполог. данные к стратигр. третичн. отлож. Зап. Сибири, стр. 390, табл. 77, фиг. 15—17.
1963. *Pterocarya crassa*, Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири, стр. 140, табл. 20, фиг. 1—12, 14, 15.

Голотип — пески Дунаевского Яра на р. Тым, пикет 375, олигоцен (табл. I, *8*).

Эндокарпы 4.2—7.0×4.4—0.8 мм, от шаровидных до эллипсоидальных, несколько вытянутые по высоте или в ширину, угловатые, четко разделенные на верхнюю и нижнюю, почти равные части. Верхняя часть коническая или ее середина в разной степени сводчато приподнята. Валики более или менее регулярные, в верхней части, на перегибе, слегка утолщенные, в нижней — сплошные, равномерно толстые. Бугорки в месте отхода крыла хорошо развиты, повсюду равновеликие, расположенные на одном уровне, или только близ вторичной перегородки небольшие и по уровню расположенные ниже. Стенки толстые. Вторичная перегородка до $^{1}/_{4}$—$^{1}/_{3}$ общей высоты.

Эндокарпы этого вида сильнее отличаются от современных большей вытянутостью по высоте, характерно сводчато-выпуклой серединой верхней части, резкой скульптурой боков, свидетельствующей о кольцевом, равномерно широком крыле, расположенном на одном уровне, как у *C. paliurus*, или о сужении крыла на концах вторичной перегородки и снижении здесь его уровня, почти как у *Pterocarya*.

Cyclocarya tavdensis Dorof. sp. n.

Табл. I, *1—6*

1961. *Pterocarya crassa*, Дорофеев, Нов. данн. о трет. фл. из района с. Антропово на Тавде, рис. 1, фиг. 22—23.

Голотип — глины у дер. Нижняя Пристань на р. Тавде, олигоцен (табл. I, *3*).

Эндокарпы 4.2—6.2×4.0—6.2 мм, почти шаровидные, широко-яйцевидные, эллипсоидальные. Верхушка слабо заострена или едва припухлая, почти плоская. Продольные валики немногочисленные, сглаженные, местами утолщенные до желваков; у немногих экземпляров имеются дополнительные бороздки или бугорки, сидящие на гребнях валиков, иногда островатые. Бугорки и наибольшие утолщения валиков равновелики и располагаются почти на одном уровне. У многих экземпляров линия прикрепления крыла почти не фиксируется. Стенки толстые, крепкие. Первичная перегородка несколько тоньше, чем у более молодых видов, а вторичная перегородка ниже.

Эндокарпы этого вида внешне уже мало сходны с современными. От эндокарпов более молодых видов описываемые отличаются компактностью и большей симметрией формы, более гладкой поверхностью, что свидетельствует о сравнительно узком, но равномерно широком крыле, расположенном на одном уровне.

Cyclocarya tomskiana Dorof. sp. n.

Табл. II, *1—6* (*вкл. в конце номера*)

1958. *Cyclocarya* cf. *paliurus*, Дорофеев, Нов. данн. об олигоцен. фл. у дер. Реженки, рис. 1, фиг. 16—18.

Голотип — бурые угли у дер. Реженки на р. Большой Киргизке, олигоцен (табл. I, *6*).

Эндокарпы 5.2—6.7×6.0—8.0 мм, сплюснуто-шаровидные или эллипсоидальные, широкие, довольно правильные. Верхушка равномерно выпуклая, без сводчато выдающейся ее середины. Валики регулярные, все сглаженные, низкие, лишь на краях утолщенные в бугорки, которые располагаются почти на одном уровне. Стенки толстые, без полостей. Вторичная перегородка низкая, у некоторых экземпляров почти отсутствует.

Эндокарпы этого вида сходны с эндокарпами *C. tymensis*, но несколько крупнее, более правильны, слабее скульптированы. Характерно, что в коллекции из Реженки представлены *C. tomskiana* и *C. tymensis*, имеются и промежуточные формы, связывающие их. В коллекции из Киреевского имеются эндокарпы *C. tomskiana* и *C. crassa*, а *C. tymensis* отсутствует. Очень показательно, что в японских и европейских коллекциях представлены только эндокарпы типа *C. tomskiana*. Так, из олигоцена Визы в Саксонии, ГДР, Кирхгеймер приводит вполне сходный эндокарп под названием *Engelhardtia nucifera* (Ludw.) Maedl. (Kirchheimer, 1942, S. 428—430, Abb. 7). Из глин Брунсума в Голландии приводится сходный лишь в общем типе эндокарп под тем же названием (Zagwijn, 1959, Taf. I, fig. 5a, b). Эндокарпы, сходные с эндокарпом, описанным Кирхгеймером, приводит Май из отложений той же Визы, он называет их *Cyclocarya nucifera* (Ludw.) Mai (1964, S. 29, Taf. 3, fig. 3—5). Из неогена Японии Мики приводит сходные эндокарпы, которые называет *Pterocarya paliurus* Batal. (Miki, 1955, pl. 3, fig. B). Названные авторы приводят единичные экземпляры, и судить о их идентичности *C. tomskiana* трудно, хотя бóльшая часть их удивительно к ним близка.

Новую комбинацию — *Cyclocarya nucifera* (Ludw.) Mai, предложенную Маем, принять нельзя. Типом вида *Zizyphus nucifera* Ludw. из Веттерау в ФРГ (Ludwig, 1857, Taf. 20, fig. 23) является совершенно гладкий снаружи эндокарп, а эндокарпы, приводимые Маем под этим видовым названием, имеют радиальные валики на поверхности.

SPHAEROCARYA DOROFEEV GEN. N.

Перикарп рыхлый, равномерно толстый, без утолщений на боках, легко отстает от эндокарпа. Место прикрепления ямчатое, от него по поверхности перикарпа отходят четыре меридиональные ложбинки (рис. 2, *4*). Эндокарпы шаровидные, от полюсов слегка сплюснутые, снаружи почти гладкие, раскалываются по шву на две, редко на три части (Дорофеев, 1963, рис. 19). Верхушка закругленная или несколько заостренная, иногда слегка выемчатая с коротким сосцевидным бугорком. Стенки толстые, деревянистые, без полостей внутри. Первичная перегородка толстая, колоннообразная, внутри полая. Вторичная перегородка низкая или до $^1/_3$ высоты гнезда. Дополнительные, хотя бы зачаточные перегородки или колоннообразные выступы на стенках гнезда между первичной и вторичной перегородками отсутствуют, поверхность полости гнезда сводчато изогнута, но гладкая.

Тип рода — *Sph. nikitinii* (Dorof.) Dorof. из миоцена с. Киреевского на Оби. К этому же роду относится описываемая ниже *Sph. uralènsis* Dorof. и европейская *Sph. nucifera* (Ludw.) Dorof. comb. n. (=*Zizyphus nucifera*, Ludwig, 1857, S. 102, Taf. 20, fig. 23; =*Engelhardtia nucifera*, Mädler, 1939, S. 56, Taf. 5, fig. 22—23; Kirchheimer, 1957, S. 165, 514, Abb. 142).

Судя по единичным плодам, сохранившим равномерно толстый перикарп, от основания разделенный на четыре части, плоды *Sphaerocarya* были сходны с плодами *Carya* и *Juglans*. По внешнему виду описываемые эндокарпы также близки к *Carya* и некоторым *Juglans*, хотя они мельче и более приплюснуты от полюсов. Эндокарпы современных *Carya* крупнее, иногда продолговатые, снаружи несколько грубее скульптированы. По внутреннему строению эндокарпы *Carya* резко отличаются от описываемых. У *Carya* первичная, а иногда и вторичная перегородки высокие (до 1/2 высоты гнезда и выше), имеются добавочные тонкие перегородки, отходящие от стенок в полость гнезда, или толстые, колоннообразные выступы на стенках. Из всех видов *Juglans* только *J. rupestris* Engelm. имеет сравнительно мелкие эндокарпы, внешне довольно сходные с описываемыми, но более заостренные на верхушке и несколько иначе и грубее скульптированные. Но внутреннее строение эндокарпов этого вида иное: первичная перегородка высокая, около 1/2 высоты и выше, вторичная перегородка отсутствует, на стенках гнезда имеются углубления и выступы, а в стенках небольшие полости.

По форме эндокарпов *Sphaerocarya* близка к *Cyclocarya*, особенно к ископаемым видам, эндокарпы которых более высоки, чем современные, и среди ископаемых, в общем резче скульптированных, встречаются почти гладкие экземпляры. Но эндокарпы *Sphaerocarya* крупнее, более округлы, поверхность их почти гладкая, верхушка иногда выемчатая. Эндокарпы *Cyclocarya* мельче, более сплюснуты от полюсов, более резко скульптированы, верхушка их заостренная. Внутреннее строение эндокарпов *Sphaerocarya* также близко к *Cyclocarya*: поверхность гнезда гладкая, добавочные перегородки и полости в стенках отсутствуют. Но у *Sph. uralensis* вторичная перегородка низкая или совсем отсутствует, как у современной *C. paliurus* (сравните рис. 1, *16* с рис. 2, *6*), а у *Sph. nikitinii* вторичная перегородка достигает 1/3 общей высоты гнезда.

В немногих сибирских коллекциях, где в массе представлены типичные, снаружи скульптированные эндокарпы *Cyclocarya*, единично встречаются почти гладкие экземпляры (табл. II, *1*), по форме сходные с эндокарпами *Sphaerocarya*, но они мелкие, эллипсоидальные и вытянутые в ширину или яйцевидные, на верхушке заостренные. Один экземпляр *Sph. uralensis* (табл. II, *7*, *8*) отличается от остальных сжатыми до цилиндрических боками, которые показывают, что и у плодов этого рода все же было некоторое утолщение околоплодника в этом месте или зачаточное крыло. Но приведенные случаи единичны, а основная масса эндокарпов *Sphaerocarya* и *Cyclocarya*, которые иногда встречаются в одном горизонте, практически легко разделяется на два рода. Подобные случаи захождения признаков известны и у других современных родов сем. *Juglandaceae*, как и в родах многих других древних семейств, еще менее они удивительны для ископаемых их представителей, сохранявших наиболее существенные черты исходных предков.

Род *Cyclocarya* можно было бы рассматривать более широко и включать в него в качестве особой секции виды, относимые мною к *Sphaerocarya*. В систематике современных растений подобных случаев объединения много. Но едва ли они отражают естественные соотношения групп и истинную историю их развития. Скорее это лишь дань традиции. В моем более узком понимании род *Cyclocarya*, начиная по крайней мере от олигоцена и до настоящего времени, сохранял основные черты морфологии: плоды мелкие, почти всегда крылатые, эндокарпы скульптированные. Вымерший род *Sphaerocarya*, известный лишь в миоцене и менее в олигоцене, также был достаточно морфологически обособленным: плоды крупные, в подавляющем большинстве случаев бескрылые, эндокарпы гладкие.

Sphaerocarya nikitinii **(Dorof.) Dorof. comb. n.**

Табл. II, *11—15*; рис. 2, *1—5*

1960. *Carya nikitinii*, Дорофеев, Нов. данн. о трет. фл. Киреевского Яра, рис. 1, фиг. 3—4.

1962. *Carya nikitinii*, Дорофеев, Палеокарполог. данн. к стратигр. трет. отл. Зап. Сибири, стр. 390, табл. 78, фиг. 13—14.

1963. *Carya nikitinii*, Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири, стр. 138, табл. 19, фиг. 5—10, рис. 19.

Голотип — пески у с. Киреевского на Оби, миоцен (табл. II, *13*; рис. 2, *3*).

Эндокарпы 6.0—10.9×4.5—10.9 мм, шаровидные, реже сплюснутошаровидные или слегка вытянутые по высоте. Верхушка слабо заостренная или вогнутая. Поверхность эндокарпа почти гладкая. Стенки толстые, деревянистые, без полостей. Первичная перегородка толстая. Вторичная перегородка умеренно высокая, достигающая $^1/_4$—$^1/_3$ высоты гнезда.

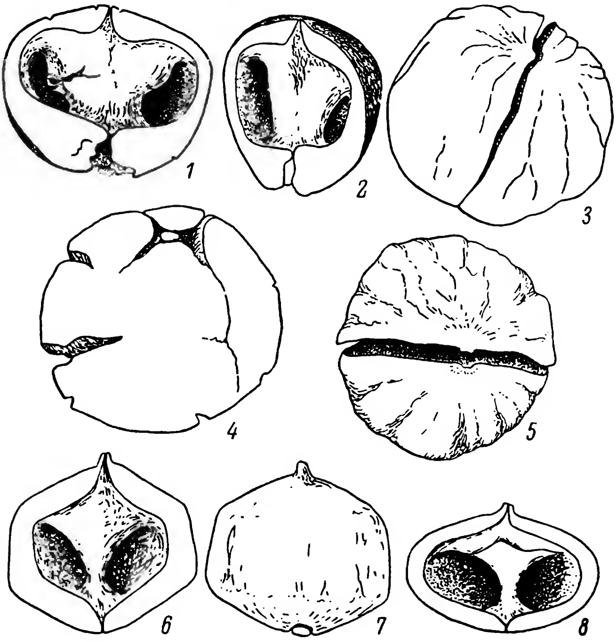


Рис. 2. Эндокарпы видов *Sphaerocarya*. (Увел. 3).

1—5 — *Sphaerocarya nikitinii* (Dorof.) Dorof., Киреевское на Оби; *6—8* — *Sph. uralensis* Dorof., г. Полевской на Урале.

Эндокарпы этого вида наиболее крупны, относительно высоки и с наиболее высокой вторичной перегородкой. Поверхность их гладкая, без следов прикрепления крыла на боках. В глинах у с. Киреевского на Оби эндокарпы этого вида сопровождаются массой эндокарпов *Cyclocarya crassa*, но различия между ними резки и промежуточные формы отсутствуют.

Sphaerocarya uralensis Dorof. sp. n.

Табл. II, *7—10*; рис. 2, *6—8*

Голотип — буроугольные отложения г. Полевского Свердловской области, миоцен (табл. II, *8*; рис. 2, *6*).

Эндокарпы 4.5—6.7×6.6—7.7 мм, шаровидные, сплюснутошаровидные, иногда со сжатыми до цилиндрических боками. Поверхность почти гладкая. Стенки толстые, деревянистые. Вторичная перегородка низкая или поднимается до $^1/_4$ общей высоты гнезда, в середине иногда с характерным воронкообразным вырезом, ведущим к рубчику.

От близких эндокарпов *Sph. nikitinii* из миоцена с. Киреевского на Оби описываемые отличаются меньшей величиной, более низкой вторичной перегородкой с воронкообразным вырезом в середине и более узкой в основании первичной перегородкой.

Один экземпляр уральской коллекции (табл. II, *9*, *10*) отличается от типичных экземпляров этого вида сплюснутошаровидной формой, более толстой первичной перегородкой и отсутствием воронкообразного выреза в середине вторичной перегородки. Отличается он и от западносибирских эндокарпов, более крупных, шаровидных, имеющих более высокую вторичную перегородку. Этот экземпляр очень близок к эндокарпам из Веттерау и Франкфурта-на-Майне в ФРГ и Визы в ГДР, описанных под названием *Zizyphus nucifera* Ludwig (1857) или *Engelhardtia nucifera* (Ludw.) Maedl. (Mädler, 1939, Kirchheimer, 1957). К сожалению, этот вид иллюстрирован лишь тремя экземплярами из трех коллекций, все они несколько мельче уральских и, по-видимому, относятся к особому западноевропейскому виду.

В сем. *Juglandaceae* близкие роды, *Pterocarya*, *Cyclocarya* и *Sphaerocarya*, образуют морфологически обособленную группу. В их истории еще много неясного. Фактические данные показывают, что *Cyclocarya*, имевшая по крайней мере пять-шесть видов, была широко распространена в средних широтах Евразии в олигоцене и миоцене. Монотипность этого рода в современной флоре Китая свидетельствует о несомненной его деградации. Род *Pterocarya* — более молодой, в массе появившийся лишь в миоцене (Европа, Кавказ, Урал, Сибирь, Япония). В современной флоре род *Pterocarya* сохранил около 10 видов из разных секций (Кавказ, Япония, Китай, Вьетнам) и деградировал менее, чем *Cyclocarya*. Род *Sphaerocarya* также был распространен широко (Европа, Урал, Западная Сибирь), представлен тремя видами и хотя известен главным образом из миоцена, но из трех рассматриваемых родов он, по-видимому, наиболее древний. Неудивительно, что именно этот род не сохранился в современной флоре. Крупные, бескрылые плоды и гладкие эндокарпы сближают род *Sphaerocarya* с группой *Carya* и *Juglans*, а внутреннее строение эндокарпов у него почти такое же, как у *Cyclocarya*. Эта особенность дает основание считать род *Sphaerocarya* более древним, нежели *Cyclocarya* и *Pterocarya*, и следует рассматривать его как соединительное звено между этой группой и группой *Carya* и *Juglans*. Но истинные соотношения родов этого семейства, очевидно, намного сложнее. Так, например, род *Pterocarya* несомненно каким-то образом связан с родом *Engelhardtia*. Их плоды и эндокарпы в целом различаются резко, но сосцевидные бугорки на вторичной перегородке у эндокарпов видов очень обособленной секции *Chlaenopterocarya* (рис. 1, *2*, *5*, *9*) удивительно близки к аналогичным образованиям на эндокарпах *Engelhardtia*. Поэтому более вероятно, что роды *Pterocarya*, *Cyclocarya* и *Sphaerocarya* произошли от каких-то более древних и менее дифференцированных предков, совмещавших признаки этих и других современных и вымерших родов сем. *Juglandaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1958). Новые данные об олигоценовой флоре у дер. Реженки в Западной Сибири. ДАН СССР, 123, 1. — Дорофеев П. И. (1960а). Новые данные о третичных флорах Киреевского Яра. ДАН СССР, 133, 1. — Дорофеев П. И. (1960б). Об олигоценовой флоре Дунаевского Яра на р. Тым в Западной Сибири. ДАН СССР, 132, 3. — Дорофеев П. И. (1961). Новые данные о третичной флоре из района с. Антропово на р. Тавде. ДАН СССР, 137, 4. — Дорофеев П. И. (1962). Палеокарпологические данные к стратиграфии третичных отложений Западной Сибири. В сб.: Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Тр. Сиб. н.-и. инст. геологии, геофизики и минер. сырья, 22. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Ильинская И. А. (1953). *Pterocarya* Kunth. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 10. — Kirchheimer F. (1942). Zur Kenntnis der Alttertiäflora von Wiesa. Planta, 32. — Kirchheimer F. (1957). Laubgewächse der Braunkohlenzeit. — Ludwig R. (1857). Fossile Pflanzen aus der jüngsten Wetterauer Braunkohle. Palaeontographica, 5. — Mädler K. (1939). Die pliozäne Flora von Frankfurt a/M. Abh. Senck. Nat. Ges., 446. — Mai D. H. (1964). Die Mastixioideen-Floren im Tertiär der Oberlausitz. Paläontol. Abh., Abt. B. 2, 1. — Miki Sh. (1955). Nut remains of *Juglandaceae*. Jap. Journ. Inst. Polytechn., 6. — Zagwijn W. (1959). Zur stratigraphischen und pollenanalytischen Gliederung der pliozänen Ablagerungen im Roertal-Graben und Venloer-Graben der Niederlände. Fortschr. Geol. Rheinland. Westf., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 IX 1968).

SUMMARY

The article comprises a comparative characterization of recent and fossil fruits and endocarps of *Pterocarya* and *Cyclocarya*. A new genus *Sphaerocarya* is distinguished. On the basis of a critical revision of the earlier determinations new species and new combinations of *Cyclocarya* and *Sphaerocarya* are described.

УДК 581.12 : 577.3 : 577.4

О. А. Семихатова

ОБ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ДЫХАНИЯ В НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЯХ

O. A. SEMIKHATOVA. ON THE EFFICIENCY OF THE ENERGY CONVERSION IN THE COURSE OF RESPIRATION UNDER UNFAVOURABLE CONDITIONS

В статье разбирается представление, согласно которому у растений в неблагоприятных условиях возникает энергетически неэффективное дыхание. Указывается, что доказательства этого представления неубедительны и что есть не согласующиеся с ним данные, которые методически хорошо обоснованы. Высказывается предположение, что изменения энергетического потенциала клеток, наблюдаемые в неблагоприятных условиях, обусловлены не прекращением генерации макроэргов, а усиленной тратой их в процессах репарации повреждения.

Роль дыхания как процесса генерации энергии, используемой в обмене веществ, известна давно. Выяснение механизма этого процесса — образования богатых энергией соединений (АТФ и других) — показало высокую эффективность биологических окислений, их высокий КПД. Как теперь известно, утилизируется 60—80% энергии дыхательных субстратов. Недостающие до ста проценты составляют неизбежные потери на энтропию, а также те окисления, которые осуществляют так называемые растворимые оксидазы. Поглощение кислорода в результате деятельности этих оксидаз, по-видимому, имеет место всегда во всех клетках и может активироваться в некоторых условиях, но в любом случае оно составляет лишь небольшую долю общего поглощения кислорода в дыхании. Следовательно, дыхание надо рассматривать как процесс весьма эффективного энергообмена.

Однако в последнее десятилетие в литературе часто упоминается энергетически непродуктивное — неэффективное — дыхание. В эти годы возникло и быстро распространилось представление о том, что в неблагоприятных условиях, а также при некоторых физиологических состояниях растений возникает не сопровождаемое фосфорилированием, энергетически неэффективное, так называемое свободное дыхание. Причиной его считают нарушение сопряженности транспорта электронов в дыхательной цепи с фосфорилированием, а условиями его возникновения — повреждающее действие высокой и низкой температуры, недостатка влаги или элементов минерального питания и т. д. Поскольку в большинстве местообитаний растения часто встречаются с такими условиями, свободное окисление, согласно этому представлению, должно представлять собой не редкие эпизоды в жизни, а явление значительное как по продолжительности, так и по доле расходуемого дыхательного материала.

Я хочу высказать некоторые сомнения в широком распространении свободного дыхания у растений и тем самым вызвать обсуждение этого вопроса. Однако сначала несколько слов о том, как возникло представление о свободном дыхании в неблагоприятных условиях. Его истоки можно найти в эколого-физиологических работах, а также в исследованиях больных растений. В комплексных эколого-физиологических исследованиях при одновременном изучении роста и физиологических процессов в растениях нередко обнаруживалось, что обычная тесная корреляция дыхания и роста или дыхания и других энергозависимых процессов — поглощения воды, солей, передвижения веществ и т. д. — в неблагоприятных условиях нарушается, и на фоне неизмененного или даже стимулированного дыхания резко снижается интенсивность процессов, зависящих от его энергии. В. Н. Жолкевич (1968) собрал такие данные, полученные им и другими исследователями в условиях недостаточного водоснабжения растений. Анализируя эти данные, легко прийти к заключению, что дыхание теряет в этих условиях свою энергетическую эффективность. Внешнее сходство изменений дыхания и других сторон обмена в неблагоприятных условиях с тем, что происходит под воздействием 2,4-динитрофенола, подсказывало возможный механизм этого явления — разобщение окисления и фосфорилирования в митохондриях. Как следствие представления о возможности разобщения дыхания и фосфорилирования в неблагоприятных условиях возникло объяснение гибели растений нарушением в этих условиях энергоснабжения процессов обмена.

Таким образом, представление о свободном дыхании в неблагоприятных условиях появилось как логический вывод из некоторых наблюдений. Очевидно, что оно нуждалось в прямом экспериментальном подтверждении. Также очевидно, что, выражая сомнение в правильности этого представления, мы должны разобрать факты, на которых основано это представление. Сделаем это на примере исследований влияния повышенной температуры на энергетику дыхания.

В качестве одного из основных доказательств появления свободного дыхания при действии нагрева рассматриваются опыты Ю. Г. Молотковского (1961) с динитрофенолом (ДНФ). Как известно, этот яд стимулирует поглощение кислорода клетками, у которых интенсивность процессов окисления ограничивалась количеством акцепторов ~Р; поэтому стимуляция дыхания при действии ДНФ доказывает его сопряженность с фосфорилированием. В опытах Молотковского в условиях высокой температуры ДНФ не стимулировал, а подавлял дыхание. На основании сходства изменений аминокислотного и фосфорного ($P_{неорг.}$) обмена при нагреве и при действии ДНФ он сделал заключение, что высокая температура нарушает сопряженность дыхания и окислительного фосфорилирования.

В. Ф. Альтергот (1963, 1964) приходит к выводу, что при высокой температуре дыхание энергетически неэффективно, на основании данных об изменениях «коэффициента синтетической продуктивности» (КСП) и количества выделенного при дыхании тепла. КСП — это отношение сухого веса проростка (без эндосперма или семядолей) к весу израсходованного им за этот же период сухого вещества. Альтергот нашел, что при 38° КСП имел меньшую величину, чем при 22°. Однако это столь косвенный метод суждения об энергетике дыхания, что его вряд ли можно учитывать (см. Семихатова, 1967), и мы не будем далее останавливаться на этих результатах. Альтергот приводит также некоторые данные калориметрических измерений. Они свидетельствуют об увеличении при высокой температуре количества выделенного при дыхании тепла. В условиях повышенной температуры наряду с отмечавшимся раньше (Гусев, 1959) уменьшением содержания органических форм фосфора и уменьшением отношения $P_{орг.}/P_{неорг.}$ отмечено снижение содержания суммы нуклеотидов и АТФ (Альтергот и др., 1963). Таким образом, результаты анализов фосфорных соединений не противоречили выводу, что нагрев вызывает у растений «нарушение энергообмена и выделение обесцененной энергии в виде тепла» (Альтергот и др., 1963 : 44). Тем не менее ясно, что представление о возникновении в условиях повышенной температуры свободного дыхания еще очень слабо обосновано. Даже без оценки качества имеющегося экспериментального материала видно, что он не может быть убедительным и из-за малого количества данных. Однако сходство результатов, полученных при воздействии повышенной температуры и других неблагоприятных факторов, позволило распространить представление о свободном дыхании на механизм действия повышенной температуры. Разбирая доказательства в пользу этого представления, мы должны остановиться и на результатах исследований изолированных митохондрий.

В работе О. А. Семихатовой и Т. М. Бушуевой (1963), а затем И. Н. Андреевой и Е. Б. Курковой (1964, 1965) было показано, что при высокой температуре у выделенных из клеток митохондрий окислительное фосфорилирование подавляется, причем связывание неорганического фосфора снижается сильнее, чем поглощение кислорода. При еще более высокой температуре фосфорилирование совершенно прекращается, а поглощение кислорода все еще идет, т. е. возникает свободное дыхание. Эти результаты также совпали с теми, которые были получены при исследовании воздействия других неблагоприятных факторов.

Итак, основными экспериментальными подходами к изучению энергетики дыхания в неблагоприятных условиях являлись применение ДНФ, определение количества макроэргических форм фосфора, калориметрия и определение величины Р/О у выделенных митохондрий. Было показано, что в неблагоприятных условиях отсутствует стимуляция дыхания динитрофенолом, нередко снижается количество макроэргических форм фосфора в клетках, увеличивается количество выделяемого при дыхании тепла. Кроме того, в первые годы исследований митохондрий в условиях любого стресса всегда получались низкие величины коэффициента Р/О. Это привело к заключению, что механизм сопряжения является самым слабым, прежде всего повреждаемым звеном в цепи процессов, осуществляемых митохондриями.

Перечисленные факты, установленные с помощью нескольких весьма различных методических подходов, производят на первый взгляд впечатление убедительных доказательств рассматриваемого представления. Однако более глубокий анализ показывает, что они отнюдь не убедительны. Действительно, отсутствие стимуляции дыхания динитрофенолом может быть не только при разобщении окисления и фосфорилирования, но и в случае сопряженного окисления (если скорость генерации акцепторов макроэргов не ограничивает скорость транспорта электронов), так что опыты с ДНФ не дают однозначного результата и поэтому недоказательны. Определение количества макроэргических форм фосфора характеризует суммарный энергетический потенциал клеток, который зависит от соотношения между генерацией макроэргов и их тратой. Очевидно, что, определяя баланс прихода и расхода, нельзя убедительно доказать уменьшение только прихода. Калориметрия также дает лишь интегральную характеристику энергетического состояния клеток и с ее помощью нельзя непосредственно определить количество неутилизированной энергии дыхания. Так, В. Н. Жолкевич (1968) показал, что определяемое калориметрически количество тепла представляет собой сумму неутилизированной энергии дыхания и энергии, выделяемой в ряде других процессов, например при рекомбинации свободных радикалов, гидратации, распаде живых структур и т. д. Очевидно, что изменение суммы нескольких слагаемых не является показателем изменения одного из них. Таким образом, анализы фосфорных соединений и калориметрические исследования, свидетельствуя о снижении в неблагоприятных условиях общего энергетического потенциала клеток, отнюдь не доказывают, что нарушена генерация макроэргических соединений. Что касается результатов, полученных на изолированных митохондриях, то в последние годы накапливается все больше данных, показывающих, что механизм фосфорилирования не является «наиболее слабым звеном» среди функций митохондрий. Так, например, в опытах Эрншоу и Трулева (Earnshaw a. Truelove, 1968) после набухания митохондрий в среде без альбумина с NaCl при 30° величина Р/О не изменялась даже тогда, когда уже падала скорость окисления всех субстратов и наблюдались другие признаки повреждения митохондрий. В нашей лаборатории Т. И. Ивановой показано, что даже в условиях такой высокой (37°) температуры, которая вызывает появление ряда признаков повреждения клеток, выделенные из этих клеток митохондрии могут иметь близкую к теоретически максимальной величину Р/О, и их дыхание может стимулироваться динитрофенолом. Эти данные получены на митохондриях с высокой степенью интактности, выделенных с помощью усовершенствованной методики. Ранее полученные нами результаты (см. выше) объясняются плохой сохранностью выделявшихся тогда митохондрий. Далее, Фловерс и Хансон (Flowers a. Hanson, 1969) обнаружили, что воздействие повышенной концентрации сахарозы и KCl проявляется прежде всего в изменении не величины Р/О, а интенсивности окисления различных субстратов; даже при значительном снижении скорости окислений коэффициент Р/О оставался большим и постоянным. Наши исследования (Семихатова, Бушуева и Никулина, 1964) показали, что при воздействии высокой температуры на клетки проростков гороха повреждение процесса поглощения кислорода у изолированных митохондрий происходит одновременно с повреждением фосфорилирования. Эти и подобные им данные показывают, что возникновение свободного дыхания у митохондрий в условиях стресса отнюдь не обязательно. Тот факт, что выделенные из поврежденных клеток митохондрии часто имеют меньшую величину Р/О, чем в контроле, может указывать на особую чувствительность механизма сопряжения к условиям выделения, в частности к составу клеточного гомогената. На интактных тканях исследования фосфорилирования прямым методом включения P^{32} в нуклеотиды (Семихатова и Никулина, 1967) показали, что даже в условиях повышенной температуры повреждающей клетки генерация макроэргов не прекращается; значит, полного разобщения дыхания и фосфорилирования не происходит. Определения относительных величин интенсивности фосфорилирования и эффективности дыхания при комнатной и повышенной, повреждающей, температуре подтвердили, что генерация макроэргов не прекращается и в неблагоприятных условиях (Никулина, 1969).

На основании опытов с P^{32}, а также приведенных выше новейших исследований изолированных митохондрий, очевидно, следует признать, что неблагоприятные условия и повреждения растений не приводят к возникновению свободного дыхания. Но в таком случае возникает вопрос, почему же в этих условиях может падать энергетический потенциал клеток? Другими словами, на что же тратятся в неблагоприятных условиях вновь образующиеся и уже имеющиеся в клетках макроэргические соединения? Пытаясь ответить на этот вопрос, мы высказываем предположение, что в неблагоприятных условиях в растениях возникает такой расход энергии, которого нет в оптимальных условиях, и что этот расход энергии связан с процессами репарации повреждения. К такому предположению привели наши экологические исследования, в частности работы по изучению причин высокой интенсивности дыхания в высокогорьях (Семихатова, 1962), а также работы В. Н. Жолкевича (1968) и Штокера (Stocker, 1956), в которых процессам восстановления повреждений уделяется большое внимание, хотя они трактуют эти процессы совсем иначе, чем это делаем мы.

Тот факт, что способность к репарации повреждений является составляющей общей стойкости растения, неоднократно подчеркивался в литературе. Для обоснования нашего предположения особенно важно, что репарация имеет место не только после, но и во время действия повреждающего фактора. В отношении высокой температуры это показано в ряде работ (см. Александров, 1964; Семихатова, 1964). Что касается затраты энергии на репарацию, то ее необходимость становится очевидной, если раскрыть содержание процессов репарации. Эти процессы включают в себя прежде всего синтез веществ, которые разрушаются или расходуются в неблагоприятных условиях, ренативацию денатурированных соединений, а также те еще не совсем ясные материальные и энергетические затраты, которые необходимы для поддержания структурных элементов клеток в условиях стресса. В. Я. Александров (1964) выделил типы репараторных процессов; для осуществления большинства типов репарации необходимы затраты энергии. Экспериментальных данных, подтверждающих очевидные, но чисто теоретические обоснования необходимости расхода энергии для репараторных процессов, пока еще мало. Необходимость такого расхода энергии ясно показана на выздоравливающих после лучевого повреждения клетках. Если у таких клеток подавить дыхание или подействовать на них ДНФ, то репарации не происходит (см. обзор Жестянникова, 1968). Прямых доказательств затраты энергии на репарацию теплового повреждения, по-видимому, пока нет. Нам удалось найти лишь несколько косвенных доказательств. Так, в опытах Мотеса и Энгельбрехта (Mothes, 1960) показано, что воздействие кинетином приводит к полной репарации теплового повреждения листьев. Как известно, кинетин активизирует синтез белка, т. е. процесс, идущий с затратой энергии. Включение в белки введенного в лист N^{15} (Engelbrecht u. Mothes, 1960) подтверждает, что у поврежденных нагревом листьев под действием кинетина наблюдается резкое усиление синтеза белка по сравнению с контролем. Вторым примером могут служить работы, в которых показано, что восстановление функции, например фотосинтеза (Семихатова, Сааков, Горбачева, 1962) или движения протоплазмы (Александров, 1964), происходит только после воздействия такой температуры, которая, повреждая эту функцию, еще не подавляет процесса дыхания. Кроме того, есть данные, что восстановления повреждения не происходит, если поврежденные объекты (клетки спирогиры, инфузории и др. — Halteren, 1950, — цит. по: Александров, 1964) поместить в неблагоприятную для дыхания пониженную температуру. В связи с разбираемым вопросом необходимо указать на работу Н. С. Петинова и Ю. Г. Молотковского (1960). Как известно, нагрев вызывает накопление в клетках аминокислот, особенно сильно выраженное у жароустойчивых растений. Авторы рассматривают это накопление как результат «репараторного синтеза» аминокислот из аммиака, образовавшегося при гидролизе белков, и активно генерируемых в процессе дыхания органических кислот. Дыхательные яды, в том числе ДНФ, уменьшали количество аминокислот в клетках.

Более прямые доказательства затрат энергии на репарацию теплового повреждения, как и других видов репарации, должны быть получены в дальнейших исследованиях. Стимулировать такие исследования — одна из задач этой статьи.

Итак, пока мы можем считать, что репарация требует затрат энергии лишь исходя из теоретических и косвенных экспериментальных оснований. Тем не менее нам кажется весьма вероятным, что наблюдающееся в неблагоприятных условиях снижение энергетического потенциала клеток происходит именно вследствие затраты макроэргических соединений на процессы репарации. Если принять это предположение, то становится понятным, почему при повреждении клеток в них может уменьшаться содержание $\sim$ P, несмотря на отсутствие разобщения окисления и фосфорилирования.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1952). Экспериментальный анализ понятия «чувствительность». Изв. АН СССР. сер. биолог., 4 : 89—119. — Александров В. Я. (1964). Проблема авторегуляции в цитологии. II. Репараторная способность клеток. Цитология 6, 2 : 133—151. — Альтергот В. Ф. (1963). Действие повышенных температур на растения. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1 : 57—73. — Альтергот В. Ф. (1964). Биохимические механизмы гибели, устойчивости и приспособления растений при действии высокой температуры в природе. В сб.: Клетка и температура среды : 185—189. — Альтергот В. Ф., К. П. Волгина и М. П. Андронова. (1963). Превращение фосфорных соединений в растении при действии высоких температур. Изв. СО АН СССР. сер. биолог. мед. наук. 8, 2 : 44—50. — Андрееева И. Н., Е. Б. Куркова. (1964). Влияние предпосевного закаливания семян к засухе на окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий растений кукурузы. В сб.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений : 236—239. — Андреева И. Н. и Е. Б. Куркова. (1965). Окислительное фосфорилирование митохондрий корней кукурузы. Физиолог. раст., 12, 4 : 584—589. — Гусев Н. А. (1959). Влияние повышенной температуры на водный режим растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1 : 79—86. — Жестянников В. Г. (1968). Восстановление и радиорезистентность клеток. — Жолкевич В. Н. (1968). Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. — Молотковский Ю. Г. (1961). Особенности обмена веществ растений в связи с их жароустойчивостью. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2 : 246—249. — Никулина Г. Н. (1969). Относительная количественная оценка энергетической эффективности дыхания при повышенной температуре. Бот. журн., 54, 8 : 1242—1253. — Петинов Н. С., Ю. Г. Молотковский. (1960). Влияние ингибиторов дыхания на жароустойчивость растений. Физиолог. раст., 7, 6 : 665—672. — Семихатова О. А. (1962). О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира. Бот. журн., 47, 5 : 636—644. — Семихатова О. А. (1964). Интенсивность и динамика фотосинтеза молодых листьев кукурузы после различной длительности выдерживания их при высокой температуре. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 55—59. — Семихатова О. А. (1967). Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. — Семихатова О. А., Т. М. Бушуева. (1963). О влиянии температуры на окислительное фосфорилирование препаратов митохондрий из гороха. ДАН СССР, 146. 4 : 982—984. — Семихатова О. А., Т. М. Бушуева и Г. Н. Никулина. (1964). Действие температуры на дыхание и окислительное фосфорилирование проростков гороха. В сб.: Клетка и температура среды: 190—193. — Семихатова О. А., Г. Н. Никулина. (1967). Действие температуры на включение P^{32} в нуклеотиды листьев гороха. ДАН СССР, 173. 6 : 1466—1463. — Семихатова О. А., В. С. Саакова и Г. Н. Горбачева. (1962). Изучение последействия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза *Polygonum sachalinense*. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Экспер. бот., 15 : 42. — Earnshaw M. I. a. B. Truelove. (1968). Swelling and contraction of *Phaseolus* hypocotyl mitochondria. Plant Physiol., 43, 1 : 121—129. — Engelbrecht L. u. K. Mothes. (1960). Kinetin als Faktor der Hitzeresistenz. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 73, 7 : 246—257. Flowers T. J. a. J. Hanson. (1969). The effect of reduced water potential on soybean mitochondria. Plant Physiol., 44, 7 : 939—945. — Mothes K. (1960). Über das Alteren der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjüngung. Naturwissenschaften, 47, 15 : 337—351. — Stocker O. (1956). Die Dürreresistenz. Handbuch d. Pflanzenphysiologie, 3 : 696—725.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 III 1970).

SUMMARY

A problem is raised to what extent justified is the view according to which the energy conversion in the course of respiration of plants loses its efficiency under unfavourable conditions. It is shown, that the evidence adduced in favour of this view is not cogent, while the existing evidence against it is more substantiated metodologically. It is assumed that decrease of the energy potential of the cells observevd under unfavourable conditions are caused not by the cessation of the generation of macroergs, but by their expenditure on the reparation processes.

УДК 631.847.21 : 576.8.094 : 582.232

Е. М. Панкратова

О РОЛИ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И СОПУТСТВУЮЩИХ ИМ ОЛИГОНИТРОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ В ФИКСАЦИИ СВОБОДНОГО АЗОТА

E. M. PANKRATOVA. THE ROLE OF NITROGEN-FIXING BLUE-GREEN ALGAE AND THE CONCOMITANT OLIGO-NITROPHILOUS BACTERIA IN THE FIXATION OF THE ELEMENTARE NITROGEN

Обнаружена способность олигонитрофилов, живущих в талломах *Cyanophyta*, фиксировать молекулярный азот. Исследовано с помощью N^{15} накопление азота водорослями в бактериологически и альгологически чистой культуре *Anabaena cylindrica* (штамм Фогга). Совместная культура водорослей и олигонитрофильных бактерий накапливала больше азота, чем бактериально чистая. Показано, что накопление азота смешанной культурой водоросли — олигонитрофильные бактерии — обусловлено деятельностью обоих компонентов сообщества. Однако азотфиксирующая деятельность бактерий имеет весьма незначительный удельный вес в накоплении азота группировкой. Установлена способность к азотфиксации у синезеленой водоросли *Microchaete tenera*, принадлежащей к сем. *Nodulariaceae*, порядку *Nostocales*, классу *Hormogonophyceae*.

Синезеленые водоросли в естественных условиях образуют сложные ценозы с бактериями и другими микроорганизмами, поселяющимися в слизистых чехлах водорослей, где они получают не только внеклеточные продукты водорослей, но и другие органические и минеральные вещества, адсорбированные водорослями из окружающей среды (Stewart, 1968).

Наиболее многочисленна и трудно отделима от синезеленых водорослей группа олигонитрофильных бактерий (Штина и др., 1967). Представители этой группы обладают большим физиологическим разнообразием, очень различными ферментными системами, многие образуют пигменты, витамины и другие физиологически активные вещества. Эти бактерии объединены в одну группу благодаря свойству расти на безазотистых средах или на средах с минимальным содержанием азота.

В способности многих синезеленых водорослей усваивать свободный азот атмосферы в настоящее время сомневаться не приходится. Имеется обширная литература об азотфиксации этих водорослей в лабораторных условиях (см. сводки: Голлербах и Штина, 1969; Горюнова и др., 1969). Однако известно, что и олигонитрофильные свободноживущие бактерии, выделенные из почв, обладают способностью фиксировать молекулярный азот (Мишустина, 1955, и др.). Некоторые авторы считают, что продуктивность азотфиксации у них невелика (как правило, не превышает 1%), т. е. для накопления одной тонны азота в почве требуется 100 тонн органического углеродсодержащего вещества (см. обзор Клевенской, 1968). Однако И. Л. Клевенская все же приходит к выводу, что свободноживущие азотфиксирующие микроорганизмы в пополнении почвы азотом играют гораздо бо́льшую роль, чем это принято обычно считать. Н. А. Красильников (1956) приводит данные о накоплении азота олигонитрофилами, обитающими в коре выветривания горных пород, и лишайниками — 37—80 кг за 6 месяцев на гектар. В то же время нет единого мнения о наличии азотфиксирующей способности у олигонитрофилов, живущи в талломах синезеленых водорослей, а следовательно об их удельном ве в накоплении азота в фитоценозах.

Фрич и Де (Fritsch, De, 1938) сообщили, что в присутствии *Azot bacter* и других бактерий азотусвояющая способность у *Anabaena* s оставалась такой же, как в чистых культурах. Бортельс (Bortels, 194 утверждает, что сопутствующие синезеленым водорослям бактерии в о сутствие водорослей не способны фиксировать азот в питательном ра творе, содержащем глюкозу. Он делает вывод, что бактерии не участвую в азотфиксации в симбиозе с *Nostocales*. О. И. Бершова и др. (196 также не обнаружили способности к азотфиксации у исследованных им бактерий — спутников синезеленых водорослей. По Ю. О. Дарзниек (1967), альгологически чистая культура *Calothrix elenkinii* накаплива меньше азота, чем бактериально чистая культура (5.52 и 6.82 мг азот за 50 дней соответственно). С другой стороны, Сен (Sen, 1956), Лалоре и Митра (Laloraya, Mitra, 1964) отметили повышенную интенсивност азотфиксации в культурах азотфиксирующих водорослей, не очищенны от бактерий.

Таким образом, экспериментальные данные и выводы, полученные и них, противоречивы.

Решение вопроса о значении различных компонентов альгобактериального ценоза в накоплении азота атмосферы важно для суждения о рол синезеленых водорослей как накопителей азота в почве; это даст такж принципиальную основу для разработки полевых методов определени азотфиксации (in situ), когда исследователи сталкиваются с обязательным наличием в фитоценозе синезеленых азотфиксирующих водоросле и олигонитрофильных бактерий.

В данной работе поставлены задачи: выяснить способность олигонитрофилов — спутников водорослей — к азотфиксации; исследовать накопление азота водорослями в бактериологически и альгологически чисты культурах и установить удельный вес компонентов азотфиксирующег комплекса водоросли — олигонитрофильные бактерии в биологическо фиксации азота.

Материал и методика

Для опытов использовались культуры азотфиксирующих синезеленых водорослей из коллекции Кировского сельскохозяйственного института: *Nostoc muscorum* (три штамма), *Anabaena cylindrica* (два штамма), *Microchaete tenera*; был взяты также и неазотфиксирующие виды — *Phormidium henningsii*, *Plectonem boryanum* f. *hollerbachianum* и *Plectonema nostocorum*.

Все культуры были альгологически чистые, за исключением одного штамм *A. cylindrica*, выделенного Фоггом (Англия) и поддерживаемого в бактериальн чистом состоянии в коллекции Б. В. Громова (Ленинградский университет).

Водоросли выращивали в конических колбах на безазотистой среде Фогг с микроэлементами (Fogg, 1949) при 25—27° в люминостате, с освещенностью в т чение 8 часов 3000—4000 лк, без продувания воздуха.

Микробиологический анализ культур проводили в динамике. Физиологически группы микроорганизмов идентифицировали на селективных средах: олигонитрофилы и азотобактер — на безазотистой среде Эшби, клостридиум — на среде Виноградского, денитрификаторы — на среде Гильтая, аммонификаторы — на МПА актиномицеты — на крахмало-аммиачной среде, целлюлозоразлагающие бактерии — на среде Гетчинсона, нитрифицирующие бактерии — на водном агаре, грибы — на сусло-агаре с pH-5.

Азотфиксацию изучали методами Кьельдаля и изотопно-спектрального анализа с использованием азота N^{15}.

Для определения азотфиксирующей способности олигонитрофильных бактерий — спутников водорослей — их выделяли из месячных культур синезеленых указанных в табл. 2. После получасового встряхивания культур водорослей брал 1 мл культуральной среды (избегая попадания водорослевых клеток в отбираемую пробу) и высевали из третьего разведения на агаризованную среду Эшби в чашки Петри. Чашки Петри помещали при соблюдении стерильных условий в вакуум-эксикатор, с атмосферой, обогащенной N^{15}.

Инкубацию культур проводили в термостате без досвечивания при 28—30° в течение 15 дней. После окончания экспозиции содержимое чашек переносил в колбы Кьельдаля, сжигали с серной кислотой и подготавливали к изотопно-спектральному анализу по общепринятой методике (Жадкова и др., 1966).

Опыты с почвой (см. схему опыта в табл. 4) ставились в чашках Коха с 160 г серой лесной почвы (содержание гумуса 3.7%; pH 6.0). Почву перед инокуляцией стерилизовали в автоклаве 2 часа при 2 атмосферах. В одном варианте опыта почву инокулировали альгологически чистой месячной культурой *Nostoc muscorum* (штамм 21) с содержанием в 1 мл культуральной жидкости (тысяч клеток): олигонитрофилов 18 000; аммонифицирующих бактерий 1480; денитрифицирующих 2185. Грибов, азотобактера, клостридиума, нитрифицирующих и целлюлозоразлагающих бактерий не было.

Олигонитрофилы, использованные для инокуляции почвы в другом варианте опыта, были получены путем высева культуральной жидкости того же штамма *N. muscorum* на агаровую среду Эшби. Двенадцатидневные колонии олигонитрофильных бактерий смывались с агара стерильной дистиллированной водой и доводились до нужного титра бактерий по стандарту мутности с последующим разведением. В сосуды с почвой вносили 1 $см^3$ суспензии, содержащей около 25 млн клеток олигонитрофилов. Таким образом, качественный состав олигонитрофилов в обоих вариантах опыта был одинаков, количество олигонитрофильных бактерий в момент инокуляций в обоих вариантах измерялось цифрами одного порядка. Чашки Коха с инокулятом помещали в вакуум-эксикатор, атмосфера которого была обогащена N^{15}_2 (L=8).

Полив чашек при помощи специального устройства, введенного в эксикатор, был настроен на такой режим, чтобы поддерживать влажность почвы около 60% от полной влагоемкости. В качестве контроля использовали стерильную почву.

Длительность опыта 1 месяц. При снятии опыта в почве подсчитывали количество клеток водорослей (по методу Штиной, 1956) и олигонитрофильных бактерий, а также определяли общее содержание азота и концентрацию N^{15} в ат. %.

Во всех таблицах представлены средние данные из трех-четырех повторностей опыта. Некоторые детали методики приводятся при изложении результатов опытов.

Результаты и их обсуждение

Альгологически чистые культуры *Nostoc muscorum* (штаммы 21 и 44) и *Anabaena cylindrica* (штамм 20), выращиваемые на жидкой безазотистой среде Фогга, содержат огромное количество микроорганизмов различных физиологических групп (в тысячах на 1 мл культуральной среды): олигонитрофильные бактерии (4950—37 500), аммонифицирующие (460—1480), денитрифицирующие (160—2185), бактерии на крахмало-аммиачной среде (50—120). Азотобактер, клостридиум, нитрифицирующие и целлюлозоразлагающие бактерии в культурах не найдены. Количество грибов и актиномицетов незначительно. Самая большая группа — это олигонитрофильные бактерии, динамика которых прослежена на культуре *A. cylindrica* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Влияние возраста культуры *Anabaena cylindrica* на содержание олигонитрофилов и азотфиксацию (объем среды 100 мл)

Дата анализа	Олигонитрофилы (в тыс./мл)	Сухая масса водорослей (в мг)	Содержание азота (в мг)
14 V	1060	7.3	1.2
19 V	2550	14.3	1.7
25 V	2100	17.2	2.2
8 VI	1580	79.5	7.7
10 XII	1550	111.3	9.9
24 XII	1660	135.8	11.4

Из таблицы видно, что количество олигонитрофилов остается сравнительно постоянным и не коррелирует с содержанием азота в культуре. По определению Л. А. Юнг (1967), которая выделила более 100 штаммов олигонитрофилов из культур водорослей, используемых в наших опытах, в группу олигонитрофилов включаются преимущественно бесспоровые грамотрицательные палочки, относящиеся к роду *Pseudomonas*. Значительно меньше, но постоянно встречаются бактерии из родов *Chromobacterium*, *Flavobacterium*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Sarcina*.

С возрастом культур изменяется состав бактерий-спутников. Так, например, *Pseudomonas herbicola* обильно встречается только в молодой (месячной) культуре и исчезает по мере ее старения. В старых культура преобладают бактерии двух-трех видов *Pseudomonas*, больше всего *P. radiobacter* (до 63.5%), а также (до 46%) *Flavobacter* и *Caulobacte* (Юнг, 1967).

Возможно, что с течением времени при выращивании синезелены в условиях водных культур происходит известное «самоочищение» остаются лишь облигатные олигонитрофилы — спутники водорослей Сходная динамика численности олигонитрофилов наблюдалась и в други культурах азотфиксирующих водорослей (Штина и др., 1967).

Мы поставили себе целью выяснить, могут ли олигонитрофилы – спутники водорослей — фиксировать молекулярный азот. Опыт был проведен в камере, атмосфера которой содержала молекулярный азот, обогащенный N^{15}. Результаты опыта представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Фиксация азота олигонитрофилами, выделенными из культур синезеленых водорослей (экспозиция 15 дней; обогащение молекулярного азота азотом-15 в камере-6.3)

Культуры водорослей, из которых выделены олигонитрофилы	Накопленный азот-15, ат. %	
	общий	избыток
Nostoc muscorum (штамм 21) . .	0.57	0.20
» » (штамм 44)	1.02	0.65
Anabaena cylindrica (штамм 20)	0.51	0.14
Phormidium henningsii	0.65	0.28
Phormidium sp.	0.48	0.11
Plectonema boryanum . .	0.55	0.18
P. nostocorum	0.60	0.23
Microchaete tenera . . .	0.80	0.43

Из табл. 2 видно, что олигонитрофильные бактерии, выделенные и азотфиксирующих (виды порядка *Nostocales*) и неазотфиксирующих водорослей (виды порядка *Oscillatoriales*), обладают способностью усваивать молекулярный азот атмосферы.

Однако на безазотистых средах (табл. 3) растут только те синезел ные водоросли, которые отмечены как фиксаторы азота (*N. muscorum* *A. cylindrica*), а также *Microchaete tenera*.

ТАБЛИЦА 3

Рост и фиксация азота синезелеными водорослями (в мг на 80 мл среды за 30 дней роста; исходное содержание азота в среде и инокуляте 0.09)

Культуры	Биомасса (в г)	Фиксированный азот		
		в среде	в клетках	общее количество
Nostoc muscorum (штамм 21) . .	99	0.380	4.237	4.617
» » (штамм 44) . .	105	0.420	5.342	5.762
Anabaena cylindrica (штамм 20)	76	0.820	2.534	3.354
Phormidium henningsii	4	0.00	0.00	0.00
Phormidium sp. . . .	5	0.02	0.00	0.02
Plectonema boryanum .	9	0.01	0.04	0.05
P. nostocorum . . .	6	0.00	0.00	0.00
Microchaete tenera	63	0.230	2.594	2.824

Виды же порядка *Oscillatoriales* (*Plectonema* и *Phormidium*) обнаруживали в первые дни еле заметный рост, а затем трихомы вакуолизировались и лизировались, культуры приобретали бледно-желтую окраск в силу чего мы не отметили накопления ими азота (табл. 3). Следов

ТАБЛИЦА 4

Количество азота, накопленное альгобактериальным ценозом и олигонитрофилами — спутниками водорослей — в почве (экспозиция 1 месяц)

Варианты опыта	Содержание азота (в мг на 100 г почвы)			Концентрация N^{15} (в ат. %)	Количество клеток в конце опыта (в тыс. на 1 г почвы)	
	исходное	в конце опыта	накоплено		олигонитрофилов	водорослей
Контроль (стерильная почва)	53.75	53.79	0.05	0.37	0.00	0.00
Почва инокулирована *Nostoc muscorum*	58.97	70.90	11.93	0.95	250	1752.4
Почва инокулирована олигонитрофилами	53.97	56.00	2.03	0.44	180	0.00

тельно, олигонитрофильные бактерии не смогли обеспечить азотом рост на безазотистых средах тех водорослей, которые не способны к самостоятельной азотфиксации (виды порядка *Oscillatoriales*), хотя состав олигонитрофилов у азотфиксирующих и не фиксирующих азот *Cyanophyta* сходен. С другой стороны, отсутствие роста у водорослей привело к недостатку в среде органического вещества, необходимого для жизнедеятельности гетеротрофной микрофлоры, сопутствующей водорослям, в том числе и олигонитрофилов. В условиях водной культуры на безазотистой среде ценоз, состоящий из водорослей порядка *Oscillatoriales* и сопутствующей им микрофлоры, оказался нежизненным.

Как показано нами ранее (Shtina и др., 1968), накопление N^{15} происходило лишь в тех природных альгобактериальных ценозах (in situ), где преобладали азотфиксирующие водоросли (*Nostoc*, *Tolypothrix*, *Cylindrospermum*), и отсутствовало в ценозах, образованных видами *Phormidium* и *Microcoleus*.

В опыте, представленном в табл. 3, удалось обнаружить хороший рост на безазотистой среде и значительное накопление азота водорослью *Microchaete tenera*, принадлежащей к сем. *Nodulariaceae*, порядку *Nostocales*, классу *Hormogonophyceae* (по системе Еленкина, 1936). Впоследствии способность *M. tenera* к фиксации азота была подтверждена опытами с использованием N^{15} (обогащение клеток водорослей в ат. % 0.80—0.98). *Microchaete tenera* до сих пор не приводилась в списках азотфиксирующих видов (Голлербах и Штина, 1969).

Ведущая роль водорослей в накоплении азота ценозом, состоящим из водорослей и олигонитрофильных бактерий, подтверждается и следующим опытом. Почва инокулировалась в одних вариантах альгобактериальным ценозом (*N. muscorum* — альгологически чистая культура), в других — олигонитрофилами — спутниками водорослей (табл. 4).

Накопление азота в почве, инокулированной олигонитрофилами, незначительно по сравнению с почвой, инокулированной водорослями, хотя количество олигонитрофилов в конце экспозиции и в том, и в другом вариантах измерялось цифрами одного порядка (табл. 4).

Результаты данного опыта, видимо, принимать безоговорочно не приходится. Нельзя забывать того, что в природных субстратах олигонитрофилы обитают в различных ценозах, в смеси с разнообразными видами микроорганизмов.

В комплексе с некоторыми микроорганизмами-активаторами азотфиксирующая способность у олигонитрофилов проявляется сильнее (Красильников, 1956). В этом убеждает опыт с подсевом олигонитрофильных бактерий к бактериально чистой культуре *Anabaena cylindrica* (штамм Фогга).

Олигонитрофильные бактерии подсевались в виде слизи, смытой с твердой среды Эшби (по 1 млн клеток в 1 мл). В опыте использовались следующие бактерии-спутники, выделенные из культур синезеленых водорослей и представленные в наше распоряжение Л. А. Юнг: штамм 16 с оранжево-желтой слизью, принадлежащий к роду *Flavobacter*, и штаммы 6, 66, 68, 152 и 153 с бесцветной слизью, относящиеся к роду *Pseudomonas*. Результаты опыта представлены в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Рост и накопление азота водорослью *Anabaena cylindrica* при подсеве олигонитрофильных бактерий (длительность опыта 1 месяц)

Варианты	Сухой вес водорослей (в мг)	В процентах к контролю	Накоплено азота (на 80 мл среды)			
			в среде (в мг)	в клетках (в мг)	всего (в мг)	в процентах к общему содержанию
Anabaena cylindrica (контроль)	25.7	100.0	0.35	0.94	1.29	100.0
То же + штамм 6	26.3	102.3	0.44	0.97	1.41	109.3
То же + штамм 16	27.2	105.8	0.60	1.03	1.63	126.3
То же + штамм 66	25.8	100.4	0.42	0.92	1.34	103.9
То же + штамм 68	27.3	106.2	0.68	0.87	1.55	120.2
То же + штамм 152	28.4	110.5	0.63	1.17	1.80	139.5
То же + штамм 153	23.2	90.2	0.47	0.75	1.22	94.6

Как видно, при совместном выращивании водорослей с бактериями последние нередко стимулировали рост водорослей (штаммы бактерий 16, 68 и 152). Мы склонны объяснить это тем, что большинство бактерий — спутников водорослей — способны синтезировать физиологически активные вещества, например витамины B_2 и B_{12} (Панкратова, 1967а). Кроме того, стимулирующее действие бактерий может быть объяснено образованием ими углекислоты или веществ типа ауксинов (Bunt, 1961; Максимова, 1966; Ленова и др., 1968).

Табл. 5 показывает, что совместная культура водорослей и бактерий накапливала больше азота, нежели бактериально чистая (исключение составляет штамм бактерий 153). Отмечено увеличение накопления азота в культуральной среде, что, видимо, объясняется усилением выделения азота водорослевыми клетками. Пептиды и аминокислоты, содержащиеся в этих выделениях (Панкратова, 1967б) могут в свою очередь легко усваиваться бактериями.

Вообще мы заметили, что бактериально чистые культуры синезеленых водорослей растут хуже, чем альгологически чистые, и быстро загрязняются бактериями. Известно, что некоторые виды синезеленых водорослей до сих пор не удается получить очищенными от бактерий (Горюнова и др., 1969; Сиренко, 1969). Последнее и обусловило сравнительно малое количество работ, выполненных на уровне бактериально чистых культур синезеленых водорослей.

Таким образом, между водорослями и бактериями существуют сложные ценотические связи, приведшие к образованию устойчивых биоценозов, что могло произойти только в результате длительного процесса эволюции. Как видно из вышеизложенного, организмы, составляющие такие ценозы, получили биохимическую специализацию, на основе которой между ними сложились вполне определенные трофические взаимоотношения. Однако накопление азота in situ обусловлено деятельностью азотфиксирующего ценоза, в котором ведущую роль играют водоросли—эдификаторы этого ценоза.

Выводы

1. Азотфиксирующие синезеленые водоросли образуют ценозы с другими микроорганизмами. Среди них обнаружены олигонитрофильные, аммонифицирующие и денитрифицирующие бактерии. В водных культурах не найдено нитрифицирующих и целлюлозоразлагающих бактерий,

а также *Clostridium* и *Azotobacter*. Количество грибов и актиномицетов незначительно.

2. Самой многочисленной группой бактерий — спутников водорослей — являются олигонитрофильные бактерии, количество которых достигает нескольких миллионов в 1 мл культуральной среды.

3. Доказана способность олигонитрофилов к самостоятельной фиксации азота, поэтому накопление азота ценозом водоросли — олигонитрофильные бактерии — обусловлено деятельностью обоих компонентов сообщества. Однако ведущая роль в ассоциативных культурах водорослей и их спутников в накоплении азота принадлежит азотфиксирующим водорослям. Этот вывод дает принципиальное основание для разработки методов определения накопления азота синезелеными водорослями в естественных условиях.

4. Установлена способность к азотфиксации у синезеленой водоросли *Microchaete tenera*, принадлежащей к сем. *Nodulariaceae*, порядку *Nostocales*, классу *Hormogonophyceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Бершова О. И., Ж. П. Коптева, Е. В. Танцюренко. (1968). Взаимоотношения синезеленых водорослей-возбудителей «цветения» воды с бактериями. В кн.: Цветение воды. — Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Горюнова С. В., Г. Н. Ржанова, В. К. Орлеанский. (1969). Синезеленые водоросли. — Дарзниек Ю. О. (1967). Азотфиксирующая водоросль *Calothrix elenkinii* Kossinsk. из рыбоводного пруда. Изв. АН ТуркмССР, сер. биолог. наук, 2. — Еленкин А. А. (1936). Синезеленые водоросли СССР. — Жадкова Н. Т., Г. С. Лазеева, Л. И. Оболенская, А. А. Петров. (1966). Использование спектрально-изотопного метода в агрохимических исследованиях. Агрохимия, 1. — Клевенская И. Л. (1968). Продуктивность азотфиксации свободноживущими азотфиксирующими микроорганизмами, развивающимися на минеральной среде и в почве. Изв. СО АН СССР, сер. биолого-мед. наук, 5, 1. — Красильников Н. А. (1956). Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность. Усп. совр. биолог., 41, 2. — Ленова Л. И., Н. С. Шевченко, Л. Г. Жарова. (1968). Влияние продуктов жизнедеятельности сопутствующих бактерий на некоторые штаммы хлореллы. Третья научн. конф. молод. ученых инст. гидробиолог. — Максимова И. В. (1966). Взаимоотношения водорослей с бактериями и другими микроорганизмами в смешанных культурах. В сб.: Биология автотрофных микроорганизмов. — Мишустина И. Е. (1955). Олигонитрофильные микроорганизмы почвы. Тр. Инст. микробиолог., 4. — Панкратова Е. М. (1967а). Изменение состава культуральной среды в процессе роста почвенных синезеленых водорослей. Тр. Кировск. с.-х. инст., 40. — Панкратова Е. М. (1967б). Влияние соединений азота на рост синезеленых водорослей и фиксацию ими молекулярного азота. Тр. Кировск. с.-х. инст., 40. — Сиренко Л. А. (1969). Физиолого-биохимические особенности синезеленых водорослей и задачи их изучения. В кн.: Цветение воды, 2. — Штина Э. А. (1956). О методе количественного учета почвенных водорослей. Бот. журн., 41, 9. — Штина Э. А., Л. С. Балезина, Е. М. Панкратова, Г. Н. Перминова, А. Н. Третьякова, Л. А. Юнг. (1967). Распространение азотфиксирующих синезеленых водорослей в неорошаемых почвах СССР. В кн.: Биологический азот и его роль в земледелии. — Юнг Л. А. (1967). Влияние синезеленых водорослей на почвенную микрофлору. Тр. Кировск. с.-х. инст., 40. — Bortels H. (1940). Über die Bedeutung des Molybdäns für stickstoffbindende Nostocaceen. Archiv Mikrobiologie, 11, 2. — Bunt J. S. (1961). Blue-green algae. Growth, Nature, 192, 4609. — Fogg G. E. (1949). Growth and heterocyst production in *Anabaena cylindrica* Lemm. Ann. Bot. (London), 9, 13. — Fritsch F. E., P. K. De. (1938). Nitrogen fixation by blue-green algae. Nature, 142, 3602. — Laloraya V.. K., A. K. Mitra. (1964). Fixation of elementary nitrogen by *Scytonema hofmannii* Ag. ex Born. et Flah. and *Fischerella muscicola* (Thuret) Gomont in pure and unialgal cultures. Current Sci., 33, 20. — Sen A. (1956). Nitrogen fixation by algae associations from microorganisms. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 46. — Shtina E. A., E. M. Pankratova, G. N. Perminova, A. N. Tretjakova a. L. A. Yung. (1968). The distribution and the role of nitrogen-fixing blue-green algae in the soils of the temperate zone of the USSR. Transact. 9-th Int. Congr. soil Sci., Adelaida, Australia, VII. — Stewart W. D. P. (1968). Nitrogen input nto aquatic ecosystems. In: *Algae*, man and the environment.

Кировский сельскохозяйственный
институт.

(Получено 23 XII 1969).

SUMMARY

In their natural habitats the nitrogen-fixing species of *Cyanophyta* form nitrogen-fixing complexes with the bacteria inhabiting the thallomes of these algae. Among the bacteria accompanying the blue-green algae there prevail oligonitrophilous bacteria capable of an independent nitrogen fixation. Complicated biocoenotic relationships are established between the algae and the bacteria and the accumulation of nitrogen in situ is the result of the activity of a nitrogen-fixing coenosis, in which the most important part is played by the algae, the edificators of this coenosis. This conclusion affords the prinicpal basis for the elaboration of the methods of the determination of nitrogen accumulation by blue-green algae under natural conditions.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 11

УДК 575.2 : 582.263 : 58.04 : 541.48

В. М. Андреева

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЗЕЛЕНЫХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ. III. КОНЦЕНТРАЦИЯ СРЕДЫ И РАЗМЕР КЛЕТОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CHLORELLA* BEIJER.

V. M. ANDREYEVA. ON THE VARIABILITY OF TAXONOMIC CHARACTERS IN UNICELLULAR GREEN ALGAE UNDER THE CONDITIONS OF CULTURE. III. THE CONCENTRATION OF THE MEDIUM COMPONENTS AND THE CELL SIZE IN CERTAIN SPECIES OF THE GENUS *CHLORELLA* BEIJER

Размеры клеток у *Chlorella* служат одним из важных систематических признаков и приводятся во всех видовых диагнозах. Однако в литературе часто встречаются указания на то, что этот признак в условиях культуры подвержен большой изменчивости. И одним из факторов, вызывающих эту изменчивость, является концентрация солей в питательной среде (см., например, Soeder, 1960; Рерберг и Воробьева, 1964; Мянник, 1968). В то же время для выращивания *Chlorella* в самых разнообразных целях, в том числе и таксономических, используются питательные среды, разные по составу и концентрации солей.

В настоящей работе прослеживается взаимосвязь между размерами клеток *Chlorella* и составом и концентрацией солей некоторых минеральных питательных сред, рекомендованных для культивирования данной водоросли. Конечная цель нашей работы состояла в том, чтобы установить, следует ли при определении систематической принадлежности водорослей, в частности *Chlorella,* придерживаться определенной среды или можно использовать разные минеральные среды, не опасаясь получить клетки, размеры которых будут выходить за пределы, указанные в соответствующих диагнозах.

Материал и методика

Объектами исследования были выбраны штаммы трех видов *Chlorella*: *Ch. vulgaris* Beijer. — 211-11в, 82, 16-2, 78-2, 105-1, 332-1, 762-1; *Ch. luteoviridis* Chod. — (77) 211-2а, 211-3, 211-5а; *Ch. saccharophila* (Krüger) Migula — 211-1с, 211-9а, 257-1. Штаммы 82 и 77 получены из коллекции Чехословацкой Академии наук, штаммы 211-11в, 211-3, 211-5а, 211-1с и 211-9а из коллекции Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета, но у них сохранены номера, под которыми они значатся в коллекции Кембриджа; остальные — штаммы Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Штамм 77 в коллекции Кембриджа имеет № 211-2а, под которым он и будет упоминаться в настоящей работе.

Для выращивания водорослей использовались питательные среды Прата, Ф^1 (среда Биологического института ЛГУ) и Тамийи. Они имеют следующий состав:

среда Прата — KNO_3 — 0.10 г/л, K_2HPO_4 — 0.01, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.01, $FeCl_3 \cdot 6H_2O$ — 0.001 г/л;

среда Ф^1 — KNO_3 — 1.444 г/л, KH_2PO_4 — 0.156, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.1, $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ — 0.01, $CO(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$ — 0.02 мг/л, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ — 0.01, $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.04, $MnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 1.0, $NaBO_3$ — 1.4, $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ — 0.5, $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ — 2.6, ЕДТА — 10.0 мг/л;

среда Тамийи — KNO_3 — 5.0 г/л, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 2.5, KH_2PO_4 — 1.25, $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.003, ЕДТА — 0.037 г/л, раствор микроэлементов — 1 мл/л. Раствор микроэлементов: H_3BO_3 — 2.86 г/л, $MnCl_2 \cdot 4H_2O$ — 1.81, $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.222 г/л, MoO_3 — 176.4 мг/10 л, NH_4VO_3 — 229.6 мг/л.

Опыты проводились на твердых и жидких средах в условиях пассивной культуры, наиболее обычной в практике определения систематической принадлежности водорослей. Твердые среды содержали 1.8% агара. Освещенность 9000 люкс, продолжительность освещения 9 часов в сутки. Температура воздуха при освещении 24—25°, в остальное время — обычная, комнатная.

На твердых средах опыты ставились в чашках Петри; посев штрихом на поверхность агара. Опыты на жидких средах проводились в колбах Эрленмейера емкостью 50 мл, исходная плотность культуры около 1 млн клеток в 1 мл среды. Продолжительность опыта 7 дней. Предварительные культуры засевались материалом, взятым с косого агара (среда Ф¹) и выращивались в тех же условиях и на тех же средах, что и в последующем опыте. Продолжительность предварительной культуры на твердых средах 7 дней, в жидких — 14.

Диаметр клеток измерялся с помощью окуляр-микрометра × 25 с точностью до 0.5 деления (цена деления 1.11 мк), объектив-апохромат × 40 (0.95), микроскоп фирмы Цейсса, типа Nf. В каждом варианте опыта измерялось 100 клеток. У молодых клеток *Ch. vulgaris*, если они имели эллипсоидную форму, измерялась ширина. Делящиеся клетки при измерении исключались. Данные всех измерений обрабатывались статистически. При сравнении средних размеров клеток разница между ними считалась достоверной при $t \geqslant 3$. При анализе полученных данных внимание было обращено на средние размеры клеток как величины, достоверность определения которых может быть проверена путем статистической обработки, и на диапазон клеточных размеров, который обычно используется в качестве систематического признака на видовом и внутривидовом уровнях.

Экспериментальные данные

Chlorella vulgaris Beijer.

Штаммы *Ch. vulgaris*, включенные в работу, характеризуются разной величиной клеток: штамм 105-1 — мелкоклеточный, штаммы 211-11в, 82, 78-2 и 762-1 имеют клетки средней величины, а штаммы 16-2 и 332-1 относятся к группе крупноклеточных. Они различаются и культуральным возрастом. Точный возраст штаммов 211-11в и 82 неизвестен, но в этой группе они самые старшие. Штаммы 16-2, 78-2, 105-1 и 332-1 содержатся в культуре с 1961 г., а 762-1 с 1968 г.

Агаровые культуры. Средние размеры клеток штаммов *Ch. vulgaris*, полученные на средах Прата, Ф¹ и Тамийи в условиях агаровых культур, приведены в табл. 1. У каждого из штаммов 105-1, 78-2, 82, 762-1 на всех трех средах клетки имели близкие средние величины. У штамма 211-11в клетки на средах Ф¹ и Тамийи немного крупнее, чем на среде Прата, однако эти различия недостоверны. У штаммов 16-2 и 332-1 увеличение среднего размера клеток от среды Прата к среде Тамийи выражено уже более отчетливо, но достоверно различаются между собой только значения, полученные на средах Прата и Тамийи.

В табл. 2 даны диапазоны клеточных размеров штаммов *Ch. vulgaris* для каждой из сред. У штаммов 105-1, 78-2, 82 и 332-1 диапазоны размеров на всех агаровых средах сохранялись неизменными, а у штаммов 762-1, 211-11в и 16-2 на среде Тамийи появились клетки более крупные, чем на средах Прата и Ф¹, благодаря чему диапазоны их размеров на этой среде стали немного шире.

В агаровых культурах не было никаких различий в строении клеток, выросших на разных средах. Клетки всех штаммов с хорошо очерченными хлоропластом и отчетливым пиреноидом имели интенсивно зеленый цвет.

Таким образом, у мелкоклеточного штамма 105-1 и среднеклеточных штаммов 762-1, 78-2, 82 и 211-11в средний размер клеток практически не зависит от состава и концентрации солей в исследованных агаровых средах. Диапазоны клеточных размеров у них не менялись или немного расширялись с увеличением концентрации среды. Оба крупноклеточных штамма 16-2 и 332-1 на возрастание концентрации среды отвечали увеличением среднего размера клеток; расширение диапазона размеров имело место только у одного из них. Четкой разницы в поведении старых и молодых культуральных штаммов обнаружить не удалось.

Жидкие культуры. В условиях жидких культур штаммы 211-11в и 82 имели сходные средние размеры клеток на средах Прата и Ф¹ (табл. 1). Средние размеры клеток этих штаммов на среде Тамийи были достоверно больше, чем на средах Прата и Ф¹. У штаммов 762-1, 78-2, 16-2 и 332-1 размеры клеток ближе друг к другу на средах Ф¹ и Тамийи и достоверно больше, чем на среде Прата. Рост штамма 105-1 на средах

Прата и $Ф^1$ был чрезвычайно слабым, а клетки имели почти одинаковые средние размеры. На среде Тамийи основная масса клеток погибала еще в предварительной культуре; в опыте живыми оставались единичные клетки, они были в плохом состоянии и поэтому не измерялись.

Диапазон размеров у штаммов 78-2 и 762-1 расширялся постепенно от среды Прата к среде Тамийи. У штаммов 211-11в и 82 на средах Прата и $Ф^1$ диапазон размеров клеток был одинаков; на среде Тамийи у обоих штаммов он расширялся на 1.2 мк. У штамма 16-2 одинаковым был диапазон клеточных размеров на средах $Ф^1$ и Тамийи и на 1.1 мк больше, чем на среде Прата. У штамма 332-1 максимальный диапазон размеров был отмечен на среде $Ф^1$, минимальный на среде Прата. Диапазон размеров штамма 105-1 на средах Прата и $Ф^1$ составил 2.2—5.5 мк.

На жидких средах Прата и $Ф^1$ клетки штаммов 762-1, 78-2, 82, 211-11в и 16-2 по своему виду не отличались от клеток агаровых культур. Некоторые изменения наступали на среде Тамийи. В клетках штаммов 82 и 211-11в увеличивалась зернистость хлоропласта, которая иногда маскировала пиреноид. У штамма 82 автоспоры после выхода из материнской оболочки оставались соединенными вместе. У штамма 78-2 на среде Тамийи автоспоры вырастали до размеров взрослого организма, оставаясь в оболочке материнской клетки. Клетки штамма 762-1 часто сли-

ТАБЛИЦА 1

Средние размеры клеток (в микронах) разных штаммов *Chlorella vulgaris* и *Ch. luteoviridis* на некоторых минеральных средах

Вид	Штамм	Агаровые среды						Жидкие среды					
		Прата	$Ф^1$	Тамийи	достоверность различий между средними размерами клеток			Прата	$Ф^1$	Тамийи	достоверность различий между средними размерами клеток		
					t_1	t_2	t_3				t'_1	t'_2	t'_3
Chlorella vulgaris	105-1	2.56 ±0.05	2.47 ±0.05	2.60 ±0.05	1.07	0.56	1.64	3.97 ±0.11	4.06 ±0.14	—	0.60	—	—
	762-1	3.52 ±0.09	3.66 ±0.09	3.58 ±0.09	1.16	0.52	0.61	3.53 ±0.07	4.44 ±0.09	4.37 ±0.10	7.68	6.68	0.49
	78-2	3.96 ±0.08	3.97 ±0.08	3.97 ±0.09	0.14	0.14	0.0	3.36 ±0.07	3.92 ±0.07	4.13 ±0.10	5.67	6.42	1.71
	82	3.78 ±0.09	3.77 ±0.08	3.83 ±0.09	0.09	0.39	0.51	3.46 ±0.09	3.79 ±0.09	4.94 ±0.12	2.57	9.59	7.67
	211-11в	3.83 ±0.10	3.98 ±0.08	4.11 ±0.10	1.16	2.00	0.98	3.58 ±0.08	3.66 ±0.08	4.26 ±0.09	0.61	5.31	4.71
	16-2	4.53 ±0.08	4.87 ±0.08	5.17 ±0.11	2.79	4.39	2.05	4.63 ±0.07	5.37 ±0.10	5.26 ±0.11	5.98	4.67	0.71
	332-1	4.56 ±0.09	4.63 ±0.09	4.97 ±0.10	0.66	3.19	2.58	4.49 ±0.10	5.47 ±0.17	5.80 ±0.11	4.88	8.74	1.62
Chlorella luteoviridis	211-2а	5.07 ±0.14	5.53 ±0.13	5.42 ±0.17	2.37	1.57	0.53	4.92 ±0.14	5.92 ±0.17	6.01 ±0.19	4.52	4.54	0.34
	211-3	5.07 ±0.16	5.56 ±0.17	5.54 ±0.19	2.12	1.87	0.09	5.19 ±0.14	5.12 ±0.14	5.32 ±0.16	0.39	0.63	0.99
	211-5а	5.37 ±0.15	5.46 ±0.15	5.41 ±0.16	0.41	0.35	0.25	5.59 ±0.16	5.48 ±0.14	5.59 ±0.14	1.69	0.0	1.76

Примечание. Достоверность различий размеров клеток: t_1 и t_1^1 — между средами Прата и $Ф^1$; t_2 и t_2^1 — между средами Прата и Тамийи; t_3 и t_3^1 — между средами $Ф^1$ и Тамийи.

ТАБЛИЦА 2

Диапазоны клеточных размеров (в микронах) разных штаммов *Chlorella vulgaris* и *Ch. luteoviridis* на некоторых минеральных средах

Вид	Штамм	Агаровые среды			Жидкие среды		
		Прата	Ф^1	Тамийи	Прата	Ф^1	Тамийи
Chlorella vulgaris	105-1	1.7—3.3	1.7—3.3	1.7—3.3	2.2—5.5	2.2—5.5	—
	762-1	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—6.7	2.2—5.5	2.8—6.7	2.8—7.8
	78-2	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—5.0	2.2—5.5	2.2—6.7
	82	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—6.7
	211-11в	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—6.1	2.2—5.5	2.2—5.5	2.2—6.7
	16-2	3.3—6.7	3.3—6.7	3.3—7.8	3.3—6.7	3.3—7.8	3.3—7.8
	332-1	3.3—6.7	3.3—6.7	3.3—6.7	2.2—6.7	2.2—11.1	3.3—7.8
Chlorella luteoviridis	211-2а	3.3—8.9	3.3—8.9	3.3—10.0	2.2—7.8	3.3—10.0	3.3—11.1
	211-3	2.2—8.9	3.3—10.0	3.3—10.0	2.2—7.8	2.2—8.9	2.2—8.9
	211-5а	3.3—8.9	3.3—8.9	3.3—10.0	3.3—8.9	3.3—7.8	3.3—8.9

пались, образуя небольшие конгломераты, в самых крупных из них возникали вакуоли. Штамм 16-2 рос очень слабо, его клетки приобретали желтоватый оттенок, в плазме скапливались многочисленные капли масла; иногда встречались обесцвеченные клетки. У штамма 332-1 на средах Ф^1 и Тамийи появлялись очень крупные, особенно на первой среде, клетки с вакуолью, которая занимала почти всю полость клетки. Штамм 105-1 почти не способен к росту в жидких культурах. На всех средах клетки были собраны в большие скопления, встречались бесцветные гибнущие клетки. Их было сравнительно немного на среде Прата, больше на среде Ф^1, и они преобладали на среде Тамийи. В мелких зеленых клетках хлоропласт гомогенный с видимым пиреноидом, в крупных клетках с вакуолями хлоропласт очень маленький, пиреноид почти не виден.

Таким образом, в жидких культурах все штаммы в той или иной степени оказались чувствительными к изменению концентрации и состава питательной среды. Старые культуральные штаммы имели сходные средние размеры клеток и одинаковые диапазоны размеров на средах Прата и Ф^1. На среде Тамийи у них происходило увеличение диапазона клеточных размеров и среднего размера клеток. Молодые культуральные штаммы характеризовались минимальным средним размером клеток на среде Прата и более крупными и сходными между собой средними размерами клеток на средах Ф^1 и Тамийи. Диапазон клеточных размеров у этой группы штаммов увеличивался от среды Прата к среде Тамийи, но в разной степени у разных штаммов. Все жидкие среды оказались мало пригодными для роста штамма 105-1.

Сравнение жидких и агаровых культур. На среде Прата у штаммов 78-2, 82, 211-11в в жидкой культуре средние размеры клеток были меньше, чем на агаре, но достоверно эти различия подтвердились только для штамма 78-2 ($t=5.62$). У штаммов 762-1, 16-2 и 332-1 средние размеры клеток в обеих культурах были практически одинаковыми. На среде Ф^1 в агаровой культуре клетки крупнее, чем в жидкой, только у штамма 211-11в. Остальные штаммы имеют приблизительно одинаковые средние величины клеток на агаре и в жидкой среде (78-2 и 82) или в жидкой среде клетки достоверно крупнее, чем на агаре (762-1 — $t=6.14$, 16-2 — $t=3.72$, 332-1 — $t=4.34$). На среде Тамийи у всех штаммов средние величины клеток были больше в жидкой среде, чем на агаре, но достоверно бо́льшими оказались только средние значения у штаммов 82 ($t=7.21$), 762-1 ($t=5.77$) и 332-1 ($t=5.67$). У штамма 105-1 клетки в жидких культурах были достоверно крупнее, чем на агаре, как по среднему размеру (среда Прата — $t=11.18$, среда Ф¹ — $t=10.21$), так и по диапазону размеров. Диапазон клеточных размеров каждого из остальных штаммов на жидкой и агаровой среде Прата был ограничен одними и теми же величинами. На средах Ф¹ и Тамийи в жидкой культуре у одних штаммов он был шире, чем на агаре, за счет появления более крупных клеток, а у других оставался таким же, как на соответствующей агаровой среде.

Chlorella luteoviridis Chod.

Все три штамма *Ch. luteoviridis* являются старыми культуральными штаммами. По штамму 211-2a (77) Шода (Chodat) описал в 1913 г. данный вид. Точный возраст двух других штаммов неизвестен.

Агаровые культуры. У штаммов 211-2a и 211-3 минимальный средний размер клеток (табл. 1) наблюдался на среде Прата, на средах Ф¹ и Тамийи клетки были крупнее, но статистическая обработка не подтвердила достоверность этих различий. Штамм 211-5a имел почти одинаковые средние величины клеток на всех средах.

Диапазон клеточных размеров (табл. 2) у штаммов 211-2a и 211-5a на средах Прата и Ф¹ ограничен 3.3—8.9 мк. На среде Тамийи у обоих штаммов появились клетки размером до 10 мк. У штамма 211-3 диапазон клеточных размеров на среде Прата составил 2.2—8.9 мк, а на средах Ф¹ и Тамийи — 3.3—10.0 мк.

На всех агаровых средах клетки штаммов *Ch. luteoviridis* имели свойственную данному виду шаровидную форму, утолщенную оболочку, зеленый пластинчатый хлоропласт с некрупным, но хорошо заметным пиреноидом.

Таким образом, в условиях агаровых культур средний размер клеток *Ch. luteoviridis* либо оставался постоянным, независимо от концентрации и состава питательной среды, либо менялся, но эти изменения носили

ТАБЛИЦА 3

Средние размеры клеток (в микронах) разных штаммов *Chlorella saccharophila* на некоторых минеральных средах

Штамм	Размеры клеток	Агаровые среды						Жидкие среды					
		Прата	Ф¹	Тамийи	достоверность различий между средними размерами клеток			Прата	Ф¹	Тамийи	достоверность различий между средними размерами клеток		
					t_1	t_2	t_3				t_1'	t_2'	t_3'
211-9a	Длина	7.17 ±0.14	6.98 ±0.14	7.25 ±0.16	0.96	0.04	1.24	7.10 ±0.14	7.29 ±0.13	7.29 ±0.15	1.23	0.92	0.0
	Ширина . . .	4.65 ±0.14	4.56 ±0.13	4.76 ±0.14	0.47	0.56	1.05	4.69 ±0.12	4.98 ±0.12	5.06 ±0.13	1.72	2.10	0.43
211-1c	Длина	6.59 ±0.15	6.91 ±0.18	6.69 ±0.16	1.36	0.45	0.92	7.07 ±0.13	7.34 ±0.15	7.23 ±0.14	1.32	0.79	0.21
	Ширина . . .	4.15 ±0.12	4.68 ±0.13	4.53 ±0.13	3.02	2.18	0.83	5.08 ±0.13	5.25 ±0.13	5.25 ±0.13	0.88	0.88	0.0
257-1	Длина	7.43 ±0.16	7.36 ±0.17	7.28 ±0.16	0.28	0.64	0.32	7.56 ±0.16	8.02 ±0.15	8.01 ±0.17	2.09	1.94	0.05
	Ширина . . .	4.93 ±0.14	4.88 ±0.13	4.85 ±0.13	0.29	0.41	0.18	5.35 ±0.17	6.22 ±0.20	6.44 ±0.17	3.33	4.49	0.05

Примечание. Достоверность различий размеров клеток: t_1 и t_1^1 — между средами Прата и Ф¹; t_2 и t_2^1 — между средами Прата и Тамийи; t_3 и t_3^1 — между средами Ф¹ и Тамийи.

недостоверный характер. Изменения в диапазонах клеточных величин также незначительны.

Жидкие культуры. В жидкой среде Прата клетки штамма 211-2а имели среднюю величину достоверно меньшую, чем на средах Ф^1 и Тамийи, на которых клетки имели близкие средние величины (табл. 1). Все различия в средних размерах клеток у штаммов 211-3 и 211-5а были недостоверными.

Диапазон клеточных размеров (табл. 2) у штамма 211-2а на среде Прата от 2.2 до 7.8 мк, на среде Ф^1 от 3.3 до 10.0 мк, на среде Тамийи от 3.3 до 11.1 мк. Исчезновение на средах Ф^1 и Тамийи клеток мельче 3 мк и одновременное появление крупных клеток, отсутствовавших на среде Прата, обусловило более крупные средние размеры клеток на этих двух средах. У штамма 211-3 диапазон клеточных размеров на среде Прата равнялся 2.2—7.8 мк, на двух других средах — 2.2—8.9 мк. У штамма 211-5а диапазон клеточных размеров на средах Прата и Тамийи составил 3.3—8.9 мк, а на среде Ф^1 — всего 3.3—7.8 мк, с чем, возможно, и связана несколько меньшая средняя величина клеток на данной среде.

В жидких культурах клетки штаммов *Ch. luteoviridis* выглядели совершенно одинаково на всех средах и ничем не отличались от клеток агаровых культур.

Таким образом, один штамм *Ch. luteoviridis* в условиях жидких культур оказался более чувствительным к изменениям среды, что отразилось на среднем размере клеток и диапазоне их размеров. Два другие штамма реагировали значительно слабее на концентрацию и состав питательной среды. Средние размеры клеток на всех средах у них характеризовались близкими величинами. Диапазон размеров, если изменялся, то не более, чем на 1.1 мк.

Сравнение агаровых и жидких культур. Сопоставление средних размеров клеток соответствующих жидких и агаровых культур *Ch. luteoviridis* показывает, что, по-видимому, нет никакой общей закономерности в реакции штаммов на условия культуры. В одном случае штамм имеет одинаковые клетки в жидкой среде и на агаре, в другом клетки на агаре крупнее, чем в жидкой среде, а в третьем, наоборот, клетки крупнее в жидкой среде. Все эти варианты можно найти у одного штамма на разных средах и на одной среде у разных штаммов. Однако при статистической обработке данных достоверность различий не подтвердилась. По диапазону размеров клетки штаммов *Ch. luteoviridis* на агаровой среде Прата крупнее или такие же, как в жидкой культуре. На средах Ф^1 и Тамийи у одного штамма диапазон размеров шире в жидких культурах, у двух других — на агаре.

Chlorella saccharophila (Krüger) Migula.

Штамм *Ch. saccharophila* 211-9а введен в культуру Крюгером в конце прошлого века, возраст штамма 211-1с нам неизвестен, а штамм 257-1 выделен из природного материала в 1961 г.

ТАБЛИЦА 4

Диапазоны клеточных размеров (в микронах) разных штаммов *Chlorella saccharophila* на некоторых минеральных средах

Штамм	Длина и ширина клеток	Агаровые среды			Жидкие среды		
		Прата	Ф^1	Тамийи	Прата	Ф^1	Тамийи
211-9а	Длина	4.4—10.0	4.4—11.1	4.4—11.1	4.4—10.0	4.4—10.0	4.4—11.1
	Ширина	2.2—7.8	2.2—7.8	2.2—7.8	2.2—6.7	2.2—7.8	2.2—7.8
211-1с	Длина	4.4—11.1	4.4—12.2	4.4—11.1	4.4—10.0	4.4—11.1	4.4—10.0
	Ширина	2.2—6.7	2.2—7.8	2.2—8.9	2.2—7.8	3.3—8.9	3.3—8.9
257-1	Длина	4.4—12.2	4.4—12.2	4.4—11.1	4.4—11.1	4.4—12.2	4.4—12.2
	Ширина	2.2—7.8	2.2—7.8	2.2—7.8	3.3—8.9	3.3—11.1	3.3—11.1

Агаровые культуры. На твердых средах концентрация и состав среды незначительно сказались на средних размерах клеток штаммов 211-9а и 257-1 (табл. 3). Все те небольшие различия в средней длине и ширине клеток, которые получены в опытах у обоих штаммов, оказались недостоверными. Это справедливо и в отношении средней длины клеток штамма 211-1с. Ширина клеток этого штамма — величина более изменчивая. Минимальное среднее значение было отмечено на среде Прата, максимальное — на среде $Ф^1$. Разница между ними была единственно достоверной в серии опытов, проведенных со штаммами *Ch. saccharophila* на агаровых средах.

Диапазоны клеточных размеров штаммов *Ch. saccharophila* (табл. 4) меняются так же мало, как и средние размеры. Длина клеток штамма 211-9а на среде Прата ограничена 4.4—10.0 мк, на средах $Ф^1$ и Тамийи клетки удлинялись до 11.1 мк. У штамма 211-1с клетки со сред Прата и Тамийи имели диапазон длин 4.4—11.1 мк, на среде $Ф^1$ их максимальная длина достигала 12.2 мк. Штамм 257-1 на средах Прата и $Ф^1$ характеризовался клетками длиной от 4.4 до 12.2 мк, а на среде Тамийи — лишь до 11.1 мк. Ширина клеток штаммов 211-9а и 257-1 на всех средах была ограничена одинаковыми величинами — 2.2—7.8 мк. У штамма 211-1с диапазон ширины клеток последовательно увеличивался от среды Прата к среде Тамийи.

Клетки штаммов *Ch. saccharophila* на всех средах имели одинаковый вид: эллипсоидная форма, толстая оболочка, пластинчатый гомогенный хлоропласт, слабо заметный пиреноид.

Итак, средняя длина клеток штаммов *Ch. saccharophila* на агаре почти не изменялась с изменением концентрации и состава среды. Средняя ширина клеток также остается постоянной или немного увеличивается по мере возрастания концентрации среды. Диапазон размеров в этих условиях сохраняется неизменным или немного расширяется на более концентрированных средах. Разница в реакциях на среду между молодыми и старыми культуральными штаммами не обнаружилось.

Жидкие культуры. У штамма 211-9а минимальную длину и ширину имели клетки на среде Прата (табл. 3). На средах $Ф^1$ и Тамийи клетки характеризовались одинаковой средней длиной и близкими средними значениями ширины клеток. У штамма 211-1с наименьшие средние величины длины и ширины клеток наблюдались тоже на среде Прата. На средах $Ф^1$ и Тамийи клетки были крупнее. Максимальная средняя длина клеток у этого штамма была получена на среде $Ф^1$. Все наблюдаемые различия в длине и ширине клеток у обоих штаммов на испытуемых средах были недостоверными. У штамма 257-1, как и у предыдущих штаммов, на среде Прата клетки мельче, чем на средах $Ф^1$ и Тамийи. Достоверными оказались лишь различия в ширине клеток между средой Прата и двумя другими средами.

Диапазон длин (табл. 4) у штамма 211-9а на средах Прата и $Ф^1$ ограничивали клетки в 4.4 и 10.0 мк. На среде Тамийи появились клетки длиной до 11.1 мк. Диапазон ширины клеток на среде Прата был от 2.2 до 6.7 мк, а на средах $Ф^1$ и Тамийи он увеличивался до 7.8 мк. У штамма 211-1с клетки со сред Прата и Тамийи обладали длиной от 4.4 до 10.0 мк, на среде $Ф^1$ длина отдельных клеток достигала 11.1 мк. Ширина клеток на среде Прата колебалась от 2.2 до 7.8 мк, а на средах $Ф^1$ и Тамийи — от 3.3 до 8.9 мк. Клетки штамма 257-1 на среде Прата имели длину от 4.4 до 11.1 мк, а ширину от 3.3 до 8.9 мк. На средах $Ф^1$ и Тамийи диапазон длины клеток возрос до 12.2 мк, а ширины до 11.1 мк.

Клетки штаммов *Ch. saccharophila* с разных жидких сред по своему строению не отличаются друг от друга (кроме некоторого округления на среде Тамийи) и от клеток агаровых культур.

Таким образом, в условиях жидких культур старые культуральные штаммы проявили меньшую чувствительность к изменению концентрации и состава питательной среды по сравнению с более молодым штаммом. Ширина клетки больше изменяется при изменении концентрации среды, чем длина, поэтому у штаммов *Ch. saccharophila* с увеличением концентрации среды возможно некоторое округление клеток.

Сравнение агаровых и жидких культур. Штаммы *Ch. saccharophila* имеют близкие средние размеры клеток в соответствующих жидких и агаровых средах или в жидких средах клетки крупнее, чем на агаре. У штамма 211-9а различия между жидкими и агаровыми культурами недостоверны. У штамма 257-1 на жидкой среде Ф[1] клетки достоверно шире, чем на агаре ($t=5.61$); на жидкой среде Тамийи и длина ($t=3.15$), и ширина ($t=7.41$) клеток достоверно больше, чем на агаре. Клетки штамма 211-1с на всех жидких средах по длине и ширине были крупнее клеток с соответствующих агаровых сред, но достоверными оказались только различия в ширине клеток между жидкими и агаровыми средами Прата и Томийи ($t=3.84$). Очень близка к достоверной была разница в ширине клеток между жидкой и агаровой средами Ф[1] ($t = 2.89$).

Диапазон клеточных размеров в зависимости от среды и штамма был или одинаковым на агаре и в жидкой культуре, или на агаре больше, чем в жидкой культуре, или, наоборот, в жидкой культуре больше, чем на агаре.

Обсуждение

Факты изменчивости размеров клеток у водорослей, вызываемой разной концентрацией солей в среде, известны давно. Зедер (Soeder, 1960), анализируя литературу по данному вопросу, указал разные пути изучения взаимосвязи размеров клеток и концентрации среды: изменение концентрации одного иона, изменение соотношения отдельных макроэлементов, изменение общей концентрации солей при константных пропорциях макроэлементов. Сам автор избрал последний способ, а объектом исследования — один из штаммов *Chlorella*. В ходе опыта было установлено, что действие высоких концентраций среды не вызывает настоящего полиморфизма клеток, а сказывается главным образом на их размерах. Меняя суммарную концентрацию среды, Зедер получал клетки от 3 до 65 мк.

Увеличение веса клетки у *Chlorella* при воздействии высокими концентрациями солей в среде наблюдали А. А. Антонян и В. В. Пиневич (1968). В первые дни опыта вследствие необычной для водоросли концентрации солей в среде нарушается нормальный ход деления и клетки увеличиваются в размере. Позже водоросли приспосабливаются к среде с измененным осмотическим давлением, но адаптация к среде не приводит к полному восстановлению нормальных темпов и механизмов споруляции. Поэтому в вариантах с повышенным осмотическим давлением вес клетки во все сроки оставался более высоким, чем в контроле.

Влияние разных концентраций среды Тамийи — от 50 до 300%[1] — на величину клеток *Chlorella* изучала М. В. Мянник (1968). Она установила, что с повышением концентрации среды размеры клеток возрастают, причем они могут варьировать очень сильно, особенно в медленно растущих или совсем не развивающихся культурах. Выносливость штаммов к высоким концентрациям солей в среде имеет индивидуальный характер.

Интересные данные опубликованы в работе Г. Н. Годнева и Я. П. Ляхнович (1964), которые выращивали штаммы *Chlorella* на среде Тамийи с концентрацией 100, 200, 300 и 400%. Разница в средних размерах клеток получилась очень небольшая. Возможно, здесь сыграла роль предварительная культура — штаммы перед опытом в течение нескольких дней выращивались на тех же средах, что и в опыте. На некоторое уменьшение размеров клеток по мере их приспособления к высоким концентрациям среды указывали Антонян и Пиневич.

---

[1] За 100% принята нормальная концентрация солей в среде Тамийи.

При выполнении настоящей работы мы в первую очередь хотели выяснить размах изменчивости клеточных размеров, который можно ожидать у представителей рода *Chlorella,* растущих на различных сбалансированных минеральных средах в агаровых и жидких культурах. Наши данные подтвердили существование зависимости клеточных размеров от состава и концентрации питательной среды, но в то же время показали, что действие ее концентрации на размеры клеток в значительной степени определяется тем, растут ли водоросли на твердой или жидкой среде. У ряда штаммов, принадлежащих к *Ch. vulgaris, Ch. luteoviridis* и *Ch. saccharophila,* средний размер клеток на агаре сохранялся почти неизменным независимо от содержания солей в среде. Достоверное увеличение среднего размера клеток на агаре с увеличением концентрации среды имело место только у двух крупноклеточных штаммов *Ch. vulgaris* и одного штамма *Ch. saccharophila* (средняя ширина клетки).

В жидких культурах действие концентрации среды на средний размер клеток сказалось сильнее, чем на агаре. Большую чувствительность *Chlorella* к концентрации солей в жидких средах отмечал и Зедер (1960). В наших опытах из 13 штаммов трех видов *Chlorella* только у двух штаммов *Ch. luteoviridis* и одного штамма *Ch. saccharophila* в жидких культурах не наблюдалось достоверной разницы в средних размерах клеток между испытуемыми средами. У остальных 10 штаммов в той или иной степени средний размер клеток увеличивался по мере возрастания концентрации питательной среды.

По реакции на состав и концентрацию питательного раствора в жидких культурах, которая выражается в изменении среднего размера клеток, штаммы видов *Chlorella* можно разделить на 4 группы: 1) средний размер клеток сохраняется более или менее постоянным на всех испытуемых средах; 2) средний размер клеток увеличивается от среды Прата к среде Тамийи; 3) клетки имеют примерно одинаковые средние размеры на средах Прата и Ф ^{1} и более крупные размеры на среде Тамийи; 4) клетки имеют минимальный средний размер на среде Прата и более высокие и сходные средние размеры на средах Ф^1 и Тамийи. М. С. Рерберг и Т. И. Воробьева (1964), работавшие с набором жидких питательных растворов, среди которых среда Прата была самой слабой по суммарной концентрации солей, получили на этой среде клетки самых мелких размеров.

В случаях достоверных изменений разница между максимальным и минимальным средними размерами клеток у любого из штаммов составляла на агаре не более 0.7 мк, а в жидких средах не более 1.5 мк. Такую сравнительно небольшую изменчивость в размерах клеток мы объясняем, во-первых, тем, что все использованные нами среды рекомендованы для выращивания *Chlorella*; следовательно, в опытах не создавалось заведомо неблагоприятных условий, как это имело место, например, в опытах Зедера. Во-вторых, условия роста водорослей в наших опытах были таковы, что уже в предварительной культуре штаммы получали именно ту среду, которая затем использовалась в опыте, т. е. заранее создавались условия для адаптации водорослей к необычным для них средам Прата и Тамийи (коллекционный материал поддерживается на среде Ф ^{1}).

Зедер (1960), сравнивая агаровые и жидкие культуры одного штамма *Chlorella,* пришел к выводу, что на одной и той же среде клетки обычно в среднем крупнее на агаре, чем в жидкой среде. Мы провели такие же сравнения и в большинстве случаев достоверных различий между агаровыми и жидкими культурами не обнаружили. Однако у некоторых штаммов, принадлежащих к разным видам, различия между культурами существовали, но они не всегда подтверждали положение, высказанное Зедером. В слабо концентрированной среде Прата, в основном у штаммов *Ch. vulgaris,* средний размер клеток в жидких культурах был иногда действительно меньше, чем на агаре. На более концентрированных средах, в случае достоверных различий, клетки, как правило, были крупнее в жидкой среде. Несоответствие наших результатов данным Зедера, возможно, объясняется неодинаковыми условиями культур или особыми свойствами штамма, использованного Зедером.

Продолжительное содержание штаммов водорослей в культуре накладывает определенный отпечаток на их свойства. Сравнение старых и молодых культуральных штаммов *Ch. vulgaris* и *Ch. saccharophila* обнаружило между ними разницу, которая проявилась в жидкой культуре: молодые штаммы оказались более чувствительными к концентрации среды, чем старые.

Из трех видов *Chlorella* большую чувствительность к высоким концентрациям питательной среды показали штаммы *Ch. vulgaris*. Жидкая среда Тамийи, например, вызывала гибель мелкоклеточного штамма 105-1. В клетках остальных штаммов увеличивалась зернистость плазмы и хлоропласта, возрастало количество жировых капель, наблюдалось нерасхождение автоспор, и т. д. Штаммы *Ch. luteoviridis* и *Ch. saccharophila* росли вполне удовлетворительно на всех средах в агаровых и жидких культурах без видимых изменений в клетках, за исключением небольшого округления эллипсоидных клеток у *Ch. saccharophila* в жидкой среде Тамийи. Только у этих двух видов были обнаружены штаммы, у которых не происходило достоверных изменений в средних размерах клеток ни на агаре, ни в жидких растворах.

Диапазон клеточных размеров относится к числу признаков, имеющих таксономическое значение на видовом и внутривидовом уровнях. Поэтому, чтобы оценить степень его изменчивости, наблюдаемую в наших опытах, мы решили сравнить свои данные с размерами клеток *Ch. vulgaris, Ch. luteoviridis* и *Ch. saccharophila,* приведенными в диагнозах монографии рода *Chlorella* Фотта и Новаковой (Fott, Nováková, 1969). Среди исследованных нами находились штаммы *Ch. vulgaris, Ch. luteoviridis* и *Ch. saccharophila,* которые являются типовыми штаммами названных видов и были использованы для описаний Фоттом и Новаковой. *Ch. vulgaris* var. *vulgaris* (типовой штамм 211-11в), по описанию Фотта и Новаковой, имеет размеры 2—7.6(10) мк: автоспоры и вегетативные клетки — 2—6.4 мк, спорангии — 4—7.6(10) мк. Диапазон клеточных размеров штамма 211-11в на наших средах был от 2.2 до 5.5 или 6.7 мк, т. е. полученные нами величины не выходят за пределы размеров *Ch. vulgaris* var. *vulgaris* в описании Фотта и Новаковой. Те же самые диапазоны размеров были получены у штаммов 82 и 78-2. Диапазоны размеров у остальных штаммов хорошо укладываются в рамки размеров, указанные Фоттом и Новаковой для всего вида в целом — 2—10 мк.

Ch. luteoviridis (типовой штамм 211-2а), согласно Фотту и Новаковой, имеет диаметр клеток 3—14 мк: автоспоры и вегетативные клетки — 2.5—10 мк, спорангии — до 14 мк. Минимальный размер клеток штаммов *Ch. luteoviridis* в наших опытах был 2 или 3 мк, а максимальный колебался от 8 до 11 мк, т. е. наши данные вполне согласуются с величиной клеток, приведенной Фоттом и Новаковой в диагнозе вида.

Ch. saccharophila var. *saccharophila* (типовой штамм 211-9а), по описанию Фотта и Новаковой, характеризуется длиной клеток от 4.5 до 10.2 мк и шириной от 2.5 до 6.4 мк. Длина клеток у *Ch. saccharophila* в наших опытах была от 4.4 до 11.1 или 12.2 мк в зависимости от культуры и штамма. По нашим данным, ближе всего к диагнозу Фотта и Новаковой ширина клеток штамма 211-9а — до 7.8 мк. Наибольшее отклонение от размеров, указанных в диагнозе, показал штамм 257-1, отдельные клетки которого на жидких средах Ф^1 и Тамийи достигали ширины 11.1 мк. Таким образом, из двух величин, определяющих размер клеток *Ch. saccharophila,* ближе к диагнозу Фотта и Новаковой длина клеток. Ширина клеток — величина более изменчивая и клетки на жидких средах Ф^1 и Тамийи значительно превышали размеры, указанные в диагнозе данного вида. Однако следует помнить, что максимальных размеров в пассивных культурах достигают лишь единичные клетки, тогда как преобладающая масса клеток имеет средние размеры, которые хорошо укладываются в рамки диагноза Фотта и Новаковой.

Средний размер клеток оказался наиболее изменчивым у штаммов *Ch. vulgaris*, а диапазон размеров, главным образом по ширине клеток, — у штаммов *Ch. saccharophila*.

Итогом проведенной работы может служить следующий вывод. В целях определения систематической принадлежности водоросли можно выращивать в агаровых и жидких культурах. В агаровых культурах действие высоких концентраций среды на клетки смягчается и, кроме испытанных сред, видимо, многие другие минеральные среды, рекомендованные для протококковых водорослей, можно использовать при определении без особого риска получить клетки, значительно превышающие размеры, указанные в соответствующих диагнозах. В жидких пассивных культурах предпочтительно выращивать водоросли на средах с меньшей концентрацией солей, чем среда Тамийи. Очень концентрированные среды могут оказаться губительными для некоторых видов или штаммов, они могут вызывать изменения формы, например округление эллипсоидных клеток, ухудшить видимость внутриклеточных структур, необходимых для правильной идентификации водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Антонян А. А., В. В. Пиневич. (1968). Характер изменения некоторых биохимических показателей хлореллы при выращивании в питательном растворе различной концентрации. Сообщения (Инст. агрохим. проблем и гидропоники АН АрмССР), 8. Выращивание одноклеточных водорослей. — Груднев Г. Н., Я. П. Ляхнович. (1964). Влияние различных концентраций питательной среды Тамийи на рост хлореллы. В сб.: Физиологические особенности культивируемых растений. — Мянник М. В. (1968). О влиянии концентрации питательной среды на размеры клеток хлореллы. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 21. Труды по ботанике, 8. — Рерберг М. С., Т. И. Воробьева. (1964). Сравнительный рост протококковых водорослей на минеральных средах и органической среде «Б». В сб.: Управляемое культивирование микроводорослей. — Baslerová M., I. Dvořáková. (1962). Algarum, Hepaticarum, Muscorumque in culturis collectio. — Fott B., M. Nováková. (1969). A monograph of the genus *Chlorella*. The fresh water species. Studies in Phycology. — George E. A. (1958). The Culture Collection of *Algae* and Protozoa. — Soeder C. (1960). Studien zur Entwicklungsphysiologie von *Chlorella pyrenoidosa* Chick unter besonderer Berücksichtigung der Salzkonzentration im Medium. Flora, 148, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 8 IV 1970).

SUMMARY

The cell size in different strains belonging to three species of *Chlorella* is determined by the composition and concentration of the salts in the inorganic medium, by the conditions of culturing (in this particular case whether the medium is liquid or agarized), by the species to which the given strain belongs and also by the characteristics of individual strains and by the age of the culture.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 11

УДК 551.21 : 581.524.4 (571.66)

Н. В. Ловелиус

ВЛИЯНИЕ ИЗВЕРЖЕНИЙ ВУЛКАНОВ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАМЧАТКИ

С 2 рисунками

N. V. LOVELIUS. THE EFFECT OF THE VOLCANIC ACTIVITY ON THE VEGETATION OF KAMCHATKA

Рассматривается прирост годичных колец лиственницы курильской в крайних по условиям местах обитания Камчатки. Выявлены синхронные колебания прироста лиственницы на болоте, на скальной стенке каньона сопки Плоской и на верхней границе леса. Построена обобщенная кривая текущего прироста лиственницы в «критических» местах обитания. Показана зависимость прироста лиственницы от извержений Ключевской сопки. Приводятся данные Т. М. Вострухиной об изменениях в видовом составе растительности после извержений. На примере лиственницы рассматривается возможный путь воздействия извержений на растительность Камчатки.

Изучению растительности Камчатки посвящено большое количество работ (Сукачев, 1924; Комаров, 1927—1930; Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938; Стариков и Дьяконов, 1954; Дылис, 1961; Кабанов, 1963, и др.). Леса полуострова давно привлекают внимание исследователей древесной растительности. После выхода в свет книги Г. Ф. Старикова и П. Н. Дьяконова (1954) и коллективной монографии, написанной сотрудниками Камчатской комплексной экспедиции Сибирского отделения АН СССР и Лаборатории лесоведения АН СССР (1963), лесные богатства полуострова получили полную оценку как природная производительная сила. В этих работах по-новому оценена роль лесов в свете задач развития народного хозяйства Камчатки.

В работах перечисленных выше исследователей почти незатронутым остался вопрос об изменениях растительности в связи с колебаниями условий среды, нет, в частности, количественной оценки воздействия извержений вулканов на продуктивность древостоев.

Дендрохронологические исследования проводились нами на Камчатке летом 1968 г. Материалом для исследования служила *Larix kurilensis*. Для анализа колебаний текущего прироста по диаметру были взяты деревья из крайних по условиям мест обитания. Модели с местообитаний на болотах были выбраны в долине ручья Песчаного, в различных местообитаниях на сопке Плоской в районе пос. Козыревск на верхнем пределе распространения лиственницы (1100 м над ур. м.) и на стенках скального каньона. Измерения годичных колец спилов проводились под микроскопом МБИ-4 (объектив — 8×, окуляр-микрометр — 7×) по линии наибольшего прироста в порядке, описанном нами ранее (Ловелиус, 1967).

Кривые текущего прироста лиственниц по диаметру на болоте, на верхней границе леса и в скальном каньоне сопки Плоской имеют согласованный ход, это послужило основанием для построения обобщенной кривой прироста лиственницы по диаметру в крайних по условиям местах произрастания. Как видно из рис. 1, в колебаниях прироста отмечаются большие амплитуды и закономерное распределение максимальных и минимальных приростов. Одновременное уменьшение или увеличение скорости роста лиственницы в трех контрастных местообитаниях позволило предположить, что эти колебания имеют единую причину. В связи с этим было проведено сопоставление хода теплообеспеченности в период вегетации и прироста годичных колец лиственницы, однако достаточно четкой зависимости не было обнаружено.

Получение сводного ряда дендрохронологических данных по лиственнице курильской позволило провести обработку его по методу наложенных эпох (Вительс, 1960). В состав данных по трем местообитаниям лиственницы включены серии годичных колец 13 модельных деревьев: по 5 серий с мест обитания на болотах и на верхнем пределе и 3 со скальной стенки каньона.

При проведении анализа прироста годичных колец лиственницы по методу наложенных эпох за нулевой год принимались даты пароксизмальных извержений Ключевской сопки (см. Пийп, 1956). Прирост в год пароксизмального извержения относился к нулевому году, а приросты в другие годы записывались со знаком «минус» для лет, предшествовавших извержению (слева от нулевого года), и со знаком «плюс» (справа от нуля) в годы после извержений.

Таким образом обрабатывался весь ряд (начиная с достоверно установленного пароксизмального извержения 1790 г.), включающий семь циклов вулканических извержений. На рис. 2 приведена кривая текущего прироста лиственницы в крайних по условиям местах обитания Камчатки в годы, предшествующие извержениям, и после извержений (соответственно со знаком «минус» слева от нуля и со знаком «плюс» справа). Как видно, падение прироста начинается еще до наступления пароксизмального извержения, что, по-видимому, связано с усилением «курения» вулкана, вызывающего ухудшение метеорологической обстановки и влияющего на изменение прихода солнечной радиации (Будыко, 1969). Самое большое уменьшение приростов приходится на год пароксизмального извержения; приросты продолжают уменьшаться еще два года и лишь на третий год после извержения начинается увеличение прироста. Более или менее полное восстановление прироста годичных колец приходится только на 13—14-е годы после извержения.

Замедление темпов роста лиственницы курильской на Камчатке в результате извержений может быть, по-видимому, объяснено следующими причинами: 1) общим ухудшением метеорологической обстановки, снижением прихода солнечной радиации; 2) оседанием пепла и шлаков на части ствола и кроны; 3) ухудшением почвенных условий.

О значении первой из перечисленных причин убедительно говорят данные Е. Е. Федорова (1921 : 38), который показал, что в годы извержений вулканов «падение прямой солнечной радиации при солнце в зените должно временами превосходить 10% ее, при высоте его в 20—30° эта радиация падает почти до нуля... Летом аномалия температуры, вызываемая вулканической пылью на преобладающей площади северного полушария, отрицательна. Зимой же пыль производит противоположные действия». Далее он отмечает: «В Северной Америке замечено, что испарение с поверхности почвы и растений на 15 станциях в течение четырех месяцев после извержения Катмаи в 1912 г. уменьшилось в среднем на 10%, если это подтвердится, то вулканическая пыль играет громадную роль и для растительной жизни». Таким образом, в результате анализа прироста лиственницы в крайних по условиям местах произрастания получено количественное выражение воздействия извержений на растения (рис. 2).

Значение двух других предполагаемых причин замедления темпов роста лиственницы в деталях не раскрыто.

Т. М. Вострухина сообщила нам (26 VI 1969) данные изучения голоценовых отложений из района Ключевской сопки по образцам, собранным Е. В. Максимовым; она обнаружила, что после извержений коли-

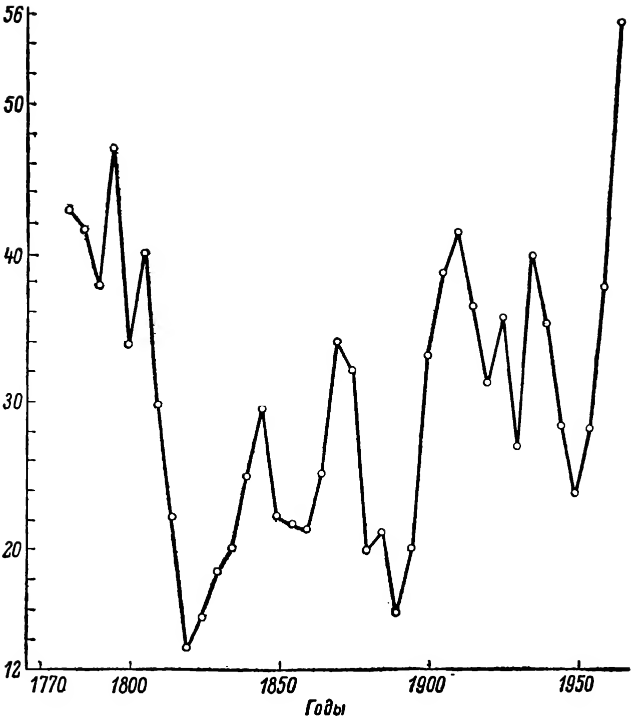


Рис. 1. Сводная дендрограмма роста лиственницы в крайних по условиям местах обитания Камчатки.

По оси ординат — величины прироста в единицах шкалы окуляр-микрометра; *по оси абсцисс* — годы.

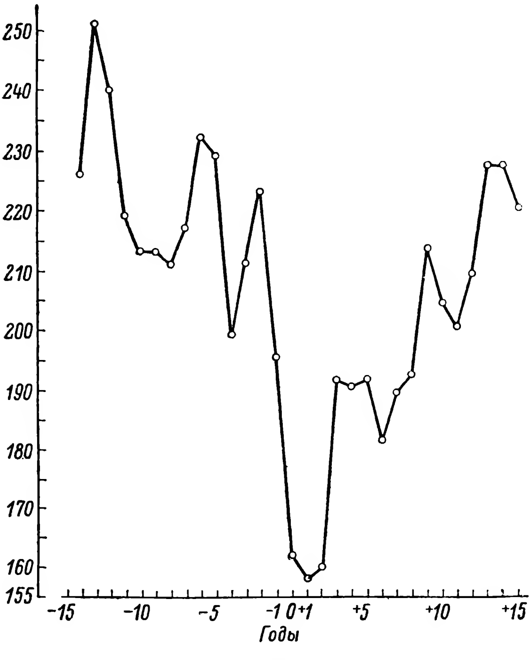


Рис. 2. Изменения прироста лиственницы в связи с извержениями вулканов.

На оси ординат — величины прироста годичных колец лиственницы в единицах шкалы окуляр-микрометра; *на оси абсцисс* — годы до и после извержений (соответственно со знаком — и +). За нулевой год приняты даты пароксизмальных извержений Ключевской сопки, по Б. И. Пийпу.

чество родов растений в спорово-пыльцевых спектрах увеличивается в 3—4 раза (с 10 до 30—40 родов). Этот результат позволил ей сделать вывод об улучшении условий развития растительности на пепельных вулканических осадках.

Наши материалы о приросте лиственницы, а также данные спорово-пыльцевого анализа, видимо, свидетельствуют о глубоком воздействии вулканических извержений на развитие растительности.

При дальнейшем изучении влияния вулканизма на окружающую растительность надо исследовать механизм и радиус действия извержений разной силы и на этой основе устанавливать наиболее рациональные сроки лесохозяйственных мероприятий.

Образцы для настоящего исследования были собраны на основе рекомендаций заслуженного лесовода П. Н. Дьяконова и с помощью сотрудников Лесной опытной станции Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства А. В. Абатурова, В. В. Вакуленко, Д. Е. Ефремова, которым выражаю искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Биркенгоф А. Л. (1938). Леса центральной части полуострова Камчатки. Тр. Совета по изуч. производит. сил (СОПС) АН СССР, сер. камчатская, 6. — Будыко М. М. (1969). Изменение климата. — Витель с Л. А. (1960). Многолетняя изменчивость повторяемости форм атмосферной циркуляции и их преобразований в связи с солнечной активностью. Тр. ГГО, 90. — Дылис Н. В. (1961). Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. — Кабанов Н. Е. (1963). Типы лиственничных лесов Камчатки. В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. — Комаров В. Л. (1927—1930). Флора полуострова Камчатки, 1, 2, 3. — Липшиц С. Ю. и Ю. А. Ливеровский. (1937). Почвенно-ботанические исследования и проблемы сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. Тр. СОПС АН СССР, сер. камчатская, 4. — Ловелиус Н. В. (1967). Изменение климата по данным дендрохронологического анализа. XX Герценовские чтения. Межвузовская конференция. Программа и кратк. содерж. докладов. География и геология. — Ловелиус Н. В. (1970). Теплообеспеченность гор Путорана и ледовитость Балтики. Изв. ВГО, 102. 1. — Мелехов И. С. (1969). Проблемы современного лесоводства. — Пийп Б. И. (1956). Ключевская сопка и ее извержения в 1944—1945 гг. и в прошлом. Тр. лабор. вулканологии АН СССР, 2. — Стариков Г. Ф., П. Н. Дьяконов. (1954). Леса полуострова Камчатки. — Сукачев В. Н. (1924). К истории развития лиственницы. В сб.: Лесное дело. — Федоров Е. Е. (1921). Влияние вулканической пыли на приходо-расход лучистой энергии и температуры воздуха. Природа, 7—9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 4 VIII 1969).

SUMMARY

The object of this investigation was the effect of the eruptions of the volcano Kliuchevskaya Sopka in Kamchatka on the annual diameter increment (the width of the annual rings) of *Larix kurilensis* Mayr. It is established that the eruptions retard the growth; the increase of the growth rate begins on the second or third year after the eruption, but the normal growth rate is restored only after the elapse of 13—14 years.

The comparison of the data of the spore-pollen analysis and the dendrochronological data makes possible a versatile evaluation of the effect of volcanic eruptions on the vegetation of Kamchatka.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 912 : 581.524.4 (47)581.483

А. А. Гербих, С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова, Т. К. Юрковская

КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР м. 1 : 2 500 000 (ПРИНЦИПЫ, МЕТОДЫ, СОСТОЯНИЕ РАБОТЫ ПО ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СТРАНЫ)

A. A. HERBICH, S. A. GRIBOVA, T. I. ISACHENKO, A. S. KARPENKO, E. M. LAVRENKO, V. V. LIPATOVA, T. K. YURKOVSKAYA. THE VEGETATION MAP OF THE U. S. S. R., SCALE 1 : 2 500 000 (THE PRINCIPLES AND METHODS OF MAPPING; THE STATUS OF THE WORK RELATING TO THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.)

Излагается опыт построения легенд и составления карты на территорию тундровой, лесной, степной зон и растительности болот и пойм европейской части страны.

Согласно решению рабочего совещания, созванного в 1967 г. Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Решение рабочего совещания, 1968), работа по составлению новой обзорной карты растительности Советского Союза распределяется между пятью территориальными группами научных учреждений.

Создание карты европейской части СССР осуществляется Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в соавторстве с другими учреждениями. Разработка карты Азиатской России ведется Институтом географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР при участии других учреждений. Макет карты Средней Азии выполняется ботаническими институтами среднеазиатских союзных республик, курирует БИН; макет карты Казахстана — Институтом ботаники АН Казахской ССР; макет карты Кавказа — ботаническими институтами кавказских союзных республик, курирует Институт ботаники АН Грузинской ССР. Создана еще одна территориальная группа, в задачу которой входит составление карты территории Урала; руководит этой работой Институт биологии Уральского филиала АН СССР.

Лаборатория географии и картографии растительности БИНа осуществляет координацию работ по составлению «Карты растительности СССР» м. 1 : 2 500 000 и разрабатывает авторский макет карты европейской части СССР. К настоящему времени в лаборатории закартирована большая часть лесной и тундровой зон европейской части страны и начато картографирование территории степной зоны.

Авторские макеты выполнены для следующих административных единиц: союзные республики — Эстонская ССР (Л. Р. Лаасимер), Латвийская ССР (Л. В. Табака и К. Я. Биркмане), Белорусская ССР (коллектив авторов под руководством И. Д. Юркевича); области РСФСР — Мурманская (Е. Г. Чернов), Ленинградская, Новгородская, Владимирская, Рязанская, Тульская, Ульяновская и Куйбышевская (Т. И. Исаченко и Г. Д. Катенина), Вологодская (Т. Г. Абрамова и Г. И. Козлова), Калининградская, Псковская, Кировская (А. С. Карпенко), Калининская (С. А. Грибова и Т. К. Юрковская), Московская (Г. Д. Катенина и Т. К. Юрковская), Костромская, Ивановская (Г. Д. Катенина), Ярославская (В. К. Богачев и Т. И. Исаченко), Смоленская (В. А. Батырева), Калужская (М. П. Соловьева и М. С. Хомутова), Пензенская (А. А. Солянов); автономные республики — Марийская и Чувашская (С. А. Грибова), Удмуртская (А. С. Карпенко), Ненецкий национальный округ (С. А. Грибова). Растительность болот картирует Т. К. Юрковская, растительность пойм — В. В. Липатова.

Выполняются авторские макеты отдельных административных областей степной зоны в пределах РСФСР (Е. М. Лавренко, Н. П. Литвинова).

В лаборатории географии и картографии группой картографов под руководством А. А. Гербиха разработана красочная шкала; для всей закартированной территории составлен и оформлен авторский макет карты в м. 1 : 2 500 000.

В 1970—1971 гг. намечено завершение авторских макетов карт для Архангельской области, Карельской и Коми АССР, Украины, Литвы и южных областей лесной зоны в пределах РСФСР. Несколько запаздывает составление макетов карт для горных районов — Урала и Кавказа.

Создание авторского макета всей карты европейской части СССР должно быть закончено к концу 1972 г. при условии своевременного представления в БИН всех региональных авторских макетов.

Настоящая статья имеет своей целью информировать о состоянии работы над картой европейской части страны, а также поставить на обсуждение некоторые теоретические и методические вопросы, связанные с ее составлением и оформлением.[1]

Принципы построения легенд. В основе построения всех легенд лежит регионально-типологический принцип. Выделение картируемых подразделений растительности и группирование их в легендах осуществляются с учетом типологических, экологических и географических критериев. Структура легенд — система подзаголовков всех ступеней — включает зональные, провинциальные и типологические категории. В зависимости от характера растительного покрова, истории формирования флоры и растительности значение типологических и географических критериев несколько варьирует.

Для главнейших типов растительности (лесного, степного, тундрового) основными картируемыми категориями являются фитоценотические единицы, характеризующие растительность плакорных местообитаний в пределах подзон и полос. Подзональные единицы соответствуют преобладающим классам и группам ассоциаций. Их геоботаническое содержание раскрывается указанием доминирующих и характерных видов; например, пихтово-еловые (*а* — из *Picea obovata*×*P. abies*, *Abies sibirica*; *б* — из *Picea obovata*, *Abies sibirica*) зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) кустарничковые (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*) с мелкотравьем (*Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Ramischia secunda*) леса; преобладают зеленомошные черничные, зеленомошные брусничные, зеленомошные леса (легенда II, № 7). Для петрофитных разнотравно-типчаково-ковыльных степей Донецкого кряжа наряду с доминирующими видами (*Stipa stenophylla*, *S. rubens*, *S. ucrainica*, *S. dasyphylla*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, *Bromus riparius*) указано петрофильное и гемипетрофильное разнотравье (*Achillea nobilis*, *A. leptophylla* и др.) (легенда III, № 6).

---

[1] Проект легенды к «Карте растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000» опубликован в следующей статье этого номера Ботанического журнала — С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова и Т. К. Юрковская. «Легенда к „Карте растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000“ в пределах Восточно-Европейской равнины».

Все подразделения легенды получили фитоценотическую и флористическую характеристику; различия и специфика каждого из них основаны на ботаническом содержании.

Растительность плакорных местообитаний дифференцирована также на географически замещающие варианты, отражающие провинциальные особенности картируемой территории. Подзональные подразделения еловых лесов Русской равнины расчленены на несколько мелких разностей в зависимости от господства различных видов ели; особым номером выделены пихтово-еловые леса, свойственные ее восточной части. Широколиственно-еловые леса также разделены на три группы в зависимости от наличия или отсутствия в качестве примеси к древостою *Fagus silvatica*, *Carpinus betulus*, характерных среднеевропейских элементов. Самостоятельные номера присвоены восточноевропейским широколиственно-еловым и еловым сложным лесам, в древостое которых значительное участие принимает *Abies sibirica*.

Наиболее четко географические варианты выделяются в лесостепной и степной зонах. Провинциальные черты растительного покрова этих зон в силу сложности истории флоры и растительности выражены отчетливее. Кроме того, вопросы провинциального расчленения с учетом флористических данных больше разработаны для степной зоны (Геоботаническое районирование СССР, 1947; Лавренко, 1954, 1970).

Наряду с подзональными категориями и их географическими вариантами в легендах нашли отражение также эдафические варианты, в основном псаммофитные, петрофитные и гидрофитные. Для степной зоны наиболее характерны гемипсаммофитные, псаммофитные и петрофитные степные сообщества (легенда III, №№ 6, 8, 9 и др.); для лесной зоны выделяются гидрофитные варианты — заболоченные долгомошные и сфагновые леса (легенда II, №№ 2, 8, 14); в тундровой зоне выделены псаммофитные варианты тундр, представленные сообществами, в напочвенном покрове которых заметную роль играют лишайники (легенда I, №№ 6, 9), а также гидрофитные варианты, к которым относятся заболоченные тундры (легенда I, №№ 3, 7, 10).

Для некоторых эдафических типов степей выделены варианты, обусловленные различиями литологического состава почвообразующих пород. К примеру, среди петрофитных луговых среднерусских степей (легенда III, № 2) различаются два варианта — верхнедонской (на девонских известняках), более обедненный по видовому составу, и верхнеоскольско-донецкий (на меловых отложениях), характеризующийся более богатым видовым составом сообществ.

Помимо зональных типов (тундры, леса, степи), географические критерии широко использованы при картировании растительности болот и пойм и отражены в характеристике соответствующих типологических единиц и их номенклатуре.

Картируемые категории растительности болот и пойм, несмотря на свой азональный характер, обнаруживают отчетливую связь с различными природными зонами и регионами.

Болота сфагновой группы своего оптимального развития достигают в таежной зоне, а травяно-сфагново-гипновые болота имеют явственную приуроченность к подзоне северной тайги. Для растительности болот довольно четко установлены их географические варианты. Номера легенды имеют указания на их географическую приуроченность. Так, в группе сфагновых болот выделены два региональных типа печеночно-лишайниково-сфагновых болот (южноприбеломорский и восточноприбалтийский), два типа со *Sphagnum fuscum* (ильменско-ладожско-западнодвинский и печорско-онежский) (легенда IV, №№ 6, 7, 8, 9) и т. д.

Географический подход является ведущим также и при картировании растительности пойм. Для лесной зоны выделены шесть типов эколого-динамических рядов пойменных сообществ, отражающих подзональные различия растительности (легенда V, №№ 2—7). Подзональные различия проявляются в растительности во всех экологических «зонах» поймы (прирусловая, центральная и притеррасная части — «зоны» поймы) и на всех ее высотных уровнях. Для двух рядов растительности пойм выделены географические варианты, различающиеся доминированием в лесных сообществах — *Picea abies*×*P. obovata* в западном секторе лесной зоны и *Picea obovata* и *Abies sibirica* — в восточном.

На карте м. 1 : 2 500 000 наряду с фитоценотическими показаны и территориальные категории растительного покрова, что способствует отражению его структурных особенностей. Территориальные подразделения широко используются при картировании растительности тундр, болот, пойм, где пестрота растительного покрова, обусловленная неоднородностью физико-географической среды, выражена особенно резко.

В легенды включены различные категории территориальных единиц. Комплексы растительных сообществ (микрокомбинации) введены в легенду для заболоченных тундр и тундровых бугристых болот (легенда I, №№ 3, 7, 10; легенда IV, №№ 4, 5), а также для степей (легенда III, №№ 10, 11, 17, 18). Например, заболоченные тундры в северной полосе южных (мелкоерниковых) тундр представлены мелкобугристо-западинным комплексом мелкоерниковых травяно-кустарничково-сфагновых и гидрофильных пушицево-осоково-сфагновых сообществ (легенда I, № 7); для полигональных болот характерен 2—3-членный комплекс травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых сообществ на повышенных участках и гидрофильных пушицево-осоково-сфагновых и пушицево-осоково-гипновых в понижениях.

Типы болотных массивов (мезокомбинации) включены в легенду для сфагновых верховых болот. Они характеризуются определенным эколого-динамическим рядом комплексов и ассоциаций, название которого в легенде дается по заключительной ассоциации. Для того чтобы подчеркнуть структурную и региональную специфику, для каждого номера указаны наиболее типичные формы микрорельефа и их расположение в болотном массиве, а также перечислены господствующие и характерные виды растений. Типы болотных массивов являются также основной картируемой единицей и в группе травяно-сфагново-гипновых болот северной тайги с периферически-олиготрофным ходом развития (аапа-болота). Но поскольку динамика растительного покрова болот этой группы еще не изучена, они характеризуются по преобладающей растительности в экологическом ряду центр—окраина и указанием наиболее характерных форм микрорельефа (легенда IV, № 17).

Мезокомбинации, представляющие собой сочетания растительности плакорных и заболоченных местообитаний, а также некоторые другие, введены в легенду для лесной растительности. Наиболее широко они представлены в группе сосновых лесов, часто связанных в своем распространении с разными формами мезорельефа (с холмисто-западинным рельефом, дюнными всхолмлениями, камами, сельгами).

В легенды включена лишь часть территориальных единиц, наиболее распространенных и имеющих заметное ландшафтное значение. Другие структурные категории в легендах не обозначены, чтобы не загружать их текст, а показаны на самой карте графическим способом — сочетанием красочных фонов и внемасштабных знаков. Особенно широко это применяется для растительности тундровой зоны, где на небольшой площади сочетаются подзональные и гидрофитные варианты тундр и разные типы болот, свойственные каждой подзоне.

До настоящего времени типология территориальных единиц разработана слабо, поэтому подход к их выделению и отбору для показа на карте м. 1 : 2 500 000 является чисто эмпирическим. Несколько больший опыт накоплен в отношении картирования территориальных единиц растительного покрова болот. Предпринимаемые попытки картирования территориальных подразделений растительности в м. 1 : 2 500 000 должны стимулировать интерес к их изучению и классификации.

Одним из основных принципов, положенных в основу карты, является динамический подход при отражении растительного покрова.

На обзорной карте отражены смены растительности, вызванные естественным ходом ее развития в наиболее быстро трансформирующейся среде — в поймах, на болотах. Картируемые категории для этих местообитаний — эколого-динамические ряды представляют собой совокупность пространственно и сукцессионно взаимосвязанных сообществ.

Для пойм реконструированы ряды первичных естественных (коренных) сообществ — кустарниковых и лесных; поймы в настоящее время заняты преимущественно лугами, возникающими на месте уничтоженных лесов и зарослей кустарников. Развитие растительности в пойме происходит двумя путями — зарастанием молодых аллювиев и в результате постепенного повышения уровня притеррасной «зоны» и пониженных местоположений поймы; поэтому в названии рядов указаны начальные звенья развития (заросли кустарников на свежих аллювиях и растительность притеррасной зоны) и заключительная стадия — леса на слабо заливаемых высоких уровнях (легенда V, №№ 1—7).

Наиболее последовательно в м. 1 : 2 500 000 удалось отразить смены растительности, обусловленные антропогенными воздействиями. Это достигается путем одновременного показа современного и восстановленного растительного покрова при строгом подчинении производных сообществ коренным. При картировании производной растительности и сельскохозяйственных земель достигнута высокая степень детализации. Производные леса подчинены подзональным подразделениям коренных лесов. Например, березовые леса таежной зоны отображены раздельно — на месте северо-, средне- и южнотаежных еловых и сосновых лесов с последующим подразделением внутри номера на два варианта соответственно географически замещающим типам коренных лесов.

Впервые динамика растительности, обусловленная антропогенными факторами, подчеркнута для пойменных сообществ. Луговая растительность пойм, обязанная своим возникновением и существованием хозяйственной деятельности человека, в конкретных подразделениях легенды подчинена восстановленным эколого-динамическим рядам пойменных сообществ. В легенде приводится обобщенная характеристика лугов по высотным уровням, так как луговые сообщества одного высотного уровня в разных поперечных «зонах» поймы часто оказываются близкими по видовому составу и структуре.

Сельскохозяйственные земли показаны почти с такой же степенью дробности, как и антропогенные модификации растительности.

Методические вопросы составления карты. Процесс работы над картой состоял из 4 основных этапов: 1) обобщение первичных материалов на среднемасштабной топографической карте; 2) составление карты промежуточного среднего масштаба; 3) обобщение последней и составление карты итогового масштаба (1 : 2 500 000); 4) оформление карты и подготовка ее к печати.

В настоящее время завершается третий этап работы и начинается последний. Наиболее трудоемок и ответствен первый этап работы. Для составления карты проанализированы и обобщены все имеющиеся для данной территории источники сведений о растительном покрове, в первую очередь картографические материалы и материалы полевых наблюдений авторов карт, а также основные литературные публикации. Единой рабочей картографической основой служила среднемасштабная топографическая карта. Ее использование было вызвано тем, что исходные картографические материалы в подавляющей части являются крупномасштабными и их обобщение непосредственно до масштаба итоговой карты (1 : 2 500 000) связано с большими техническими трудностями. Кроме того, топографическая карта являлась источником ряда сведений о растительности и некоторых других факторах среды, а также о степени освоенности территории. Ее использование позволило уже на первом этапе составления карты провести увязку всех контуров растительности с рельефом.

Основными картографическими источниками при картировании растительности лесной зоны служили планы и карты лесоустройства и описания к ним, карты и справочники торфяного фонда, ранее составленные универсальные геоботанические карты разных масштабов некоторых республик и областей (Эстонская, Латвийская, Белорусская ССР, Удмуртская АССР, Вологодская, Калужская области). Они были полностью использованы, подвергшись лишь определенной генерализации, а в отношении части подразделений — и детализации. При картировании растительности тундровой зоны основными картографическими материалами явились крупно- и среднемасштабные землеустроительные карты оленьих пастбищ с поконтурными ведомостями к ним.

Материалы лесоустройства, как известно, содержат достаточно подробные сведения о распространении лесов, слагаемых различными породами, а также их отдельные характеристики (бонитет, полнота, возраст древостоев, состав ярусов, возобновление и др.); в ряде случаев они дают некоторое представление о типах леса. Эти сведения подверглись тщательному анализу с тем, чтобы установить, к какому подразделению геоботанической легенды можно отнести каждый выдел лесоустроительного плана. В результате этого с помощью лесоустроительных материалов, корректируемых данными топографической карты, были разделены контуры лесов, слагаемых разными породами; среди них выделены коренные и производные леса, а в коренных дополнительно — подзональные и эдафические типы; для производных лесов, в которых произошла смена пород в результате антропогенного воздействия, удалось установить исходные типы коренных сообществ.

Контуры болот выделялись с учетом топографической карты и карты торфяного фонда; содержание им давалось, исходя из сведений о растительности болот, имеющихся в справочниках, в общем очень скудных: в них имеются указания на господствующие виды растений (причем для осок, пушиц и мхов виды не указываются, приводятся только родовые названия), древесные породы перечисляются вне зависимости от их обилия и распределения по массиву, часто отсутствует указание на характер микрорельефа — все это затрудняет отнесение контуров болот к тому или иному типу. Использовались также косвенные признаки, такие как ботанический состав и тип торфяной залежи, положение в рельефе и окружение. Выделенные на топографической основе контуры пойм корректировались по почвенной карте и насыщались ботаническим содержанием по литературным источникам. С помощью почвенной карты, карты четвертичных отложений, ландшафтной карты сельскохозяйственные земли восстанавливались до подзональных категорий исходных лесов и степей, а также их эдафических разностей.

Помимо основных картографических источников использованы дополнительно, как частично уже указано выше, специальные карты природы: почвенные, геоморфологические, ландшафтные, четвертичных отложений и др. Они не содержат непосредственных сведений о растительном покрове, но дают характеристику сопряженных с ним важнейших элементов природного комплекса. Сопоставление содержания геоботанических контуров с данными этих карт позволяет проверить правильность изображения растительного покрова и выявить его географические закономерности.

Как известно, при составлении мелкомасштабных геоботанических карт полевые исследования их авторов в общем комплексе работ имеют относительно небольшой удельный вес, однако их значение весьма велико: личное знакомство авторов с закономерностями растительности позволяет глубже и полнее анализировать и интерпретировать разнообразный, часто трудно сводимый материал. Помимо значительного объема полевых исследований, осуществленных авторами ранее составленных геоботанических карт среднего масштаба, сотрудниками БИНа была проведена серия специальных маршрутов с закладкой профилей через основные элементы рельефа в наиболее крупных из сохранившихся лесных массивов и в разных типах тундр.

Литературные источники особенно большое значение имели при разработке легенды карты. При нанесении сведений на топографическую основу они помогли в расшифровке содержания выделов пойменной растительности, в разделении некоторых близких по содержанию контуров лесов, болот, тундр, различающихся по флористическим признакам, что слабо учитывается лесоустроительными и землеустроительными материалами и материалами торфяного фонда. Литературные источники позволили также показать специальными внемасштабными знаками наличие некоторых некартируемых в данном масштабе явлений в растительном покрове.

Два дальнейших этапа работы над картой заключались в последовательной генерализации ее первого рабочего варианта: сначала до среднемасштабной карты (этап создания карт растительности промежуточного масштаба), а затем до итогового — м. 1 : 2 500 000 (этап создания окончательного макета карты).

В соответствии с принципами построения легенды при генерализации материалов подзональные варианты коренных сообществ и их эдафических разностей отражены более детально, чем производные и «азональные» сообщества и сельскохозяйственные земли. Значительное внимание, особенно при генерализации материалов по тундре, уделено выявлению и отбору тех сочетаний (комбинаций), которые имеют ландшафтное значение и подчеркивают особенности растительности определенной территории. Минимальный размер контуров для изображения коренных лесов — 3 мм^2 (в исключительных случаях 2 мм^2), для производных лесов — 3—4, для болот — 6—9 и для сельскохозяйственных земель — 9 мм^2. Для того чтобы с уменьшением масштаба не произошло «обезлесевания» или «разболачивания» территории, использованы внемасштабные знаки, замещающие контуры, которые нельзя показать в данном масштабе.

Последним, заключительным этапом работы над картой является ее оформление и подготовка к печати. При разработке красочной шкалы мы руководствовались принципами оформления советских мелкомасштабных карт, впервые осуществленными на «Карте растительности Союза Советских Социалистических Республик» м. 1 : 5 000 000 (1939) и в дальнейшем усовершенствованными на других обзорных и региональных картах (Карта растительности европейской части СССР [1948]; Геоботаническая карта СССР [1954]; Карта растительности СССР [1960]; Карта растительности бассейна Амура [1968]). К настоящему времени создана шкала для лесной и тундровой растительности. Самым крупным — зональным — подразделениям присвоены определенные гаммы красок: тундровой зоне — серая, широколиственной — зеленая; для таежной зоны в связи с большой сложностью и протяженностью ее использовано несколько гамм: фиолетовая краска — для темнохвойных лесов, оранжевая — для сосновых лесов, голубая — для болот и т. д. Подзональные различия отражены разной силой тона, нарастающей в общем к югу, и оттенками основного цвета, также с усилением яркости к югу. Подразделения сообществ в пределах подзоны различаются оттенками и цветными штриховками, иногда — значками. Каждой группе болотных типов присвоен свой оттенок голубой краски слабого тона; типы различаются сочетанием цветных штриховок и знаков. Ряды пойменных сообществ показаны горизонтальными полосами, цвет которых определяется заключительной стадией развития ряда, как это было сделано на «Карте растительности бассейна Амура» (1968). Сельскохозяйственные земли, как это давно принято на отечественных геоботанических картах, показаны частой штриховкой цвета исходной растительности по фону бумаги.

На карте применены две группы внемасштабных знаков: для сообществ (черные для лесов и синие для болот) и для примеси древесных пород (красные).

Пока еще преждевременно делать общие ботаникогеографические выводы, которые вытекали бы из анализа всей карты, поскольку составление последней еще не окончено. Однако некоторые интересные закономерности и более частные выводы становятся очевидными уже сейчас. Новая карта по сравнению с ранее изданными отличается значительно большей степенью детализации. Как уже было показано выше, это в значительной степени обусловлено использованием детальных картографических материалов, целенаправленным маршрутным обследованием территории, а также принятыми принципами построения легенды.

Информация, содержащаяся на карте, дает возможность по-новому подойти к зональному, подзональному и провинциальному расчленению территории, а также внести уточнения в географию многих типологических подразделений растительного покрова в пределах отдельных регионов и всей картируемой территории.

Так, на карте отчетливо вырисовывается в пределах европейской части Союза разделение широколиственно-хвойной подзоны на две полосы: северную с господством сложных еловых и елово-пихтовых лесов, и южную с преобладанием широколиственно-еловых и широколиственно-пихтово-еловых древостоев. Вычленились две полосы и в подзоне широколиственных лесов — северная полоса, образованная дубравами с примесью ели, и южная полоса собственно широколиственных и дубовых лесов.

В подзоне южных (кустарниковых) тундр в пределах Ненецкого национального округа также вычленились две полосы, каждая из которых отличается своим рядом подзональных и эдафических вариантов. В полосе крупноерниковых тундр, контактирующей с подзоной лесотундры, ерник (*Betula nana*) в оптимальных условиях достигает от 0.7 до 1.0—1.5 м высоты и образует сомкнутые и среднесомкнутые заросли; согосподствующими видами в них являются *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum* и *S. glauca*. В полосе мелкоерниковых тундр, сменяющейся на окраине материка подзоной типичных или субарктических тундр, ерник в оптимальных условиях достигает 0.35—0.5 м высоты и образует слабосомкнутые заросли, содоминантом в которых является *Salix glauca*.

О степени дифференциации показа лесной растительности на новой карте наглядно свидетельствует дробность картирования сосновых и дубовых лесов. Вместо четырех номеров легенды, которыми изображались сосновые леса Русской равнины на «Карте растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000» (1948) (сосновые северотаежные, сосновые среднетаежные, сосновые южнотаежные, широколиственно-сосновые леса), в легенду к новой карте включены 11 подразделений сосняков. Детализация достигается, с одной стороны, за счет конкретизации содержания ранее намеченных подзональных подразделений, с другой — введением новых типологических категорий, более четко вскрывающих специфику сосновых лесов в разных зонах и подзонах. Например, для северной тайги специфичны сосновые редкостойные лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые кустарничковые леса (легенда II, № 26). Номера 29 и 39 (легенда II) раскрывают содержание подзональных типов сосновых лесов южнотаежной и широколиственно-хвойной подзон. В пределах подзон выделяются варианты заболоченных и сухих сосняков; так, для средней и южной тайги это сосновые долгомошные и сфагновые кустарничковые (№ 31) и сосновые лишайниковые кустарничковые (№ 28) леса. В группе широколиственно-сосновых лесов выделено три географически замещающих с запада на восток варианта — грабово-дубово-сосновые (№ 40), широколиственно-сосновые кустарничково-травяные (№ 41) и широколиственно-сосновые разнотравно-злаковые (№ 42). Особым номером картируются лиственнично-сосновые леса (№ 30).

Учитывая при картографировании разный характер дубовых лесов, удалось для некоторых районов вскрыть их генезис и показать специфику. На карте показаны особыми номерами дубравы с елью (№ 48), большей частью вторичные, возникшие на месте широколиственно-еловых лесов, дубравы ксерофитного облика, характерные для Приволжской возвышенности, преимущественно вторичные, образовавшиеся на месте дубово-сосновых лесов (№ 51), и, наконец, несколько вариантов географически замещающих с запада на восток коренных широколиственно-дубовых и дубовых лесов (№№ 49, 50, 52). Специальным номером показаны остепненные байрачные дубовые леса (№ 53).

Легенда к степям сильно расширена по сравнению с легендами ранее опубликованной «Карты растительности европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000 (1948) и «Геоботанической карты СССР» м. 1 : 4 000 000 (1954). Гораздо детальнее показаны в легенде региональные варианты (провинциальные и субпровинциальные) степной растительности. Сильно увеличено количество внемасштабных знаков. Петрофитная растительность каменистых обнажений (тимьянники и тимьянниковые степи) расчленена не только с учетом литологии субстрата, но и в региональном отношении; последнее особенно касается растительности обнажений мела.

Значительно больше информации вложено в эту карту и в отношении показа растительности болот. Если на «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000 (1954) были только намечены с помощью индексов провинциальные различия, то на создаваемой карте географические типы болот получили свое ботаническое содержание.

На новой карте развивался и совершенствовался динамический принцип. Основные усилия были направлены на углубление содержания и детализацию показа производной лесной растительности, а также на отражение на карте смен в поймах и на болотах. Так, наиболее широко распространенные на Русской равнине производные березовые и осиновые леса показаны на карте семью типами, отличающимися между собой по экологическому потенциалу, т. е. по исходному коренному типу, а также составом и структурой нижних ярусов. На ранее изданных картах они обычно показывались одним подразделением.

Как уже было сказано выше, новый подход при картировании растительности пойм с учетом коренной растительности, позволил значительно расширить содержание картографируемых единиц и детализировать показ за счет выделения только для лесной зоны Русской равнины шести типов пойм (см. легенду в следующей статье). Можно привести и другие подобные примеры.

В связи с анализом карты встает интересный вопрос о характере зональных и подзональных рубежей. На создаваемой карте благодаря дробному показу растительности открывается возможность вскрыть структуру зональных и подзональных рубежей, в то время как на предыдущих обзорных картах все границы зон и подзон имели линейные очертания. Линейные рубежи между зонами и подзонами очень редки и связаны с резкой сменой условий местообитания; более обычны постепенные смены, когда формируются специфические переходные полосы, в которых наблюдается чередование двух контактирующих подзональных типов со взаимными переходами одного в другой.

На территории Ненецкого округа отчетливо проявляется структура растительного покрова южной и северной лесотундры и характер перехода от лесной зоны к тундровой.

Переходные полосы между средней и южной тайгой, а также южной тайгой и широколиственно-хвойными лесами хорошо прослеживаются, например, на территории Кировской области, расположенной в пределах нескольких подзон.

Растительность северной части Ленинградской области также представляет собой переходную полосу от подзоны средней тайги к южной. Среднетаежные типы в ней приурочены к пониженным положениям, а также к бедным почвам легкого механического состава; южнотаежные типы — к повышенным положениям и к богатым суглинистым почвам. На карте переходные полосы характеризуются сочетанием контуров разных типов; для показа специфики растительности переходных полос широко используются также внемасштабные знаки.

Составляемая в настоящее время карта дает хороший материал для последующего геоботанического районирования этой территории и позволит внести существенные коррективы в ранее намеченную схему.

ЛИТЕРАТУРА

Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. (1954). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, ГУГК. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). — Карта растительности бассейна Амура. М. 1 : 2 500 000. (1968). В кн.: Амурская тайга. (1969). — Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. (1948). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Карта растительности Союза Советских Социалистических республик. М. 1 : 5 000 000. (1939). Отв. ред. Е. М. Лавренко. — Карта растительности СССР. М. 1 : 10 000 000. (1960). Под ред. В. Б. Сочавы, ГУГК. — Лавренко Е. М. (1954). Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. Вопросы ботаники, 1. — Лавренко Е. М. (1970). Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. Бот. журн., 55, 5. — Решение рабочего совещания по обзорному картографированию растительности и составлению «Карты растительности СССР» м. 1 : 2 500 000. (1968). В кн.: Геоботаническое картографирование. 1968.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 IV 1970).

УДК 912 : 581.524.4 +47-

С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова и Т. К. Юрковская

ЛЕГЕНДА К «КАРТЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР» м. 1 : 2 500 000 В ПРЕДЕЛАХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

S. A. GRIBOVA, T. I. ISACHENKO, A. S. KARPENKO, E. M. LAVRENKO, V. V. LIPATOVA AND T. K. YURKOVSKAYA. THE LEGEND TO «THE VEGETATION MAP OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.» (SCALE 1 : 2 500 000)

Публикуется легенда к карте для тундр, лесов, степей, растительности болот и пойм европейской части страны в пределах Восточно-Европейской равнины.

Настоящий проект легенды к «Карте растительности европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000 охватывает все основные типы растительного покрова, представленные в пределах Восточно-Европейской (Русской) равнины, за исключением лесов Украины, пустынь Прикаспия и растительности пойм в пределах лесостепи и степи. В каждой из публикуемых легенд принята несколько различная система подзаголовков. На первом этапе составления карты это было допущено, чтобы подчеркнуть специфические особенности картируемых объектов. При создании единой легенды система подзаголовков всех рангов будет унифицирована, исходя из общих принципов. В связи с тем, что еще не представлены легенды карт некоторых регионов, в частности горных районов, общая сводная легенда карты европейской части СССР в единой композиции пока не разработана. Проекты легенд к картам горных территорий европейской части СССР (Урал, Карпаты, Крым и Кавказ) будут опубликованы дополнительно.

Общие принципы построения легенды и вопросы методики освещены в предыдущей статье этого номера.

I. ТУНДРЫ И РЕДКОЛЕСЬЯ[1]

Типичные тундры

Травяно-кустарничково-моховые тундры

1. Разнотравно-осоково-моховые (*Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Tomenthypnum nitens*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Nardosmia frigida*, *Saxifraga hirculus*, *Senecio integrifolius*, *Polygonum viviparum*), пятнисто-мелкобугорковые.

2. Кустарничково-лишайниковые (*Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Cladonia amaurocraea*, *Dactylina arctica*, *Alectoria ochroleuca*, *Salix nummularia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*), пятнисто-мелкобугорковые (псаммофитно-петрофитный вариант).

3. Травяно-осоково-моховые (*Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Rubus chamaemorus*) тундры и осоково-сфагновые (*Sphagnum* sp., *Carex rariflora*, *C. rotundata*) болота; мелкобугорковато-западинный комплекс (гидрофитный вариант).

Редкоивняковые тундры

4. Редкоивняковые (*Salix glauca*, *S. pulchra*) травяно-моховые (*Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Polygonum bistorta*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis sudetica*).

Южные (кустарниковые) тундры

Мелкоерниковые тундры

5. Мелкоивняково-ерниковые (*Salix glauca, S. pulchra, Betula nana*) осоково-кустарничковые зеленомошные (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum)*, мелкобугорковые.

6. Мелкоивняково-ерниковые (*Salix glauca*, *S. pulchra*, *Betula nana*) кустарничковые зеленомошно-лишайниковые (*Vaccinium vitis-idaea*, *Arctous alpina*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia sylvatica*, *C. mitis*, *Polytrichum piliferum*, *Rhacomitrium lanuginosum*), мелкобугорковые (псаммофитный вариант).

7. Мелкоерниковые (*Betula nana*) травяно-кустарничковые зеленомошно-сфагновые (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*) тундры и пушицево-осоково-гипново-сфагновые (*Sphagnum russowii*, *Drepanocladus exannulatus*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*) болота; мелкобугристо-западинный комплекс (гидрофитный вариант).

Крупноерниковые тундры

8. Ивняково-ерниковые (*Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *S. lanata*, *S. glauca*) кустарничковые зеленомошные (*Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*), бугорковые.

9. Ивняково-ерниковые (*Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca*) кустарничковые зеленомошно-лишайниковые (*Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *C. mitis*, *Polytrichum piliferum*, *Pleurozium schreberi*), бугорковые (псаммофитный вариант).

10. Ерниковые (*Betula nana)* травяно-кустарничковые зеленомошно-сфагновые *(Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Sphagnum girgensohnii, S. nemoreum, Aulacomnium palustre, A. turgidum*)

---

[1] Составила С. А. Грибова.

тундры и пушицево-осоково-сфагновые (*Sphagnum balticum, S. angustifolium, Carex rotundata, C. rariflora, Eriophorum russeolum*) болота; мелкобугристо-западинный комплекс (гидрофитный вариант).

Ивняковые тундры

11. Ивняковые (*Salix phylicifolia, S. lanata, S. hastata, S. lapponum, S. glauca*) травяно-кустарничковые зеленомошно-долгомошные (*Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum, Equisetum palustre, Polytrichum strictum, P. juniperinum, Pleurozium schreberi*).

Горные тундры

Кустарничковые тундры

12. Разнотравно-дриадово-моховые (*Rhytidium rugosum, Aulacomnium palustre, A. turgidum, Dryas octopetala, Polygonum viviparum, Saxifraga hirculus, Senecio atropurpureus, Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica, Luzula confusa*).

13. Кустарничково-моховые (*Rhytidium rugosum, Polytrichum piliferum, Dryas octopetala, Salix nummularia*).

Предтундровые редколесья

Еловые редколесья

14. Еловые, часто с участием березы (*Picea obovata, Betula tortuosa*) с куртинным подлеском из *Betula nana* и мозаичным кустарничковым зеленомошным (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Polytrichum commune, Aulacomnium turgidum*) покровом.

15. Еловые, часто с участием березы (*Picea obovata, Betula tortuosa*) с куртинным подлеском из *Betula nana* и мозаичным кустарничковым зеленомошно-лишайниковым (*Vaccinium vitis-idaea, Empetrum hermaphroditum, Arctous alpina, Cladonia rangiferina, C. alpestris, C. sylvatica, Rhacomitrium lanuginosum, Rhytidium rugosum, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*) покровом (псаммофитный вариант).

16. Еловые с примесью березы (*Picea obovata, Betula tortuosa*) с куртинным подлеском из ив (*Salix lapponum, S. lanata, S. phylicifolia*), и ерника (*Betula nana*) и мозаичным осоково-кустарничковым долгомошно-сфагновым (*Ledum palustre, Vaccinium uliginosum, Carex globularis, Sphagnum girgensohnii, Polytrichum commune*) покровом (гидрофитный вариант).

Березовые редколесья

17. Березовые с участием ели (*Betula tortuosa, Picea obovata*) с подлеском из *Betula nana* и мозаичным кустарничковым зеленомошным (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Equisetum silvaticum, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Dicranum majus, D. scoparium*) покровом.

18. Березовые с участием ели (*Betula tortuosa, Picea obovata*), с подлеском из *Betula nana* и мозаичным кустарничковым зеленомошно-лишайниковым (*Vaccinium vitis-idaea, Empetrum hermaphroditum, Arctous alpina, Cladonia rangiferina, C. sylvatica, C. alpestris, Cetraria nivalis, C. cucullata, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Rhacomitrium lanuginosum, Rhytidium rugosum*) покровом (псаммофитный вариант).

Внемасштабные знаки сообществ

1. Лиственничные (*Larix sibirica*) с ерником (*Betula nana*) в подлеске кустарничковые зеленомошно-лишайниковые (*Arctous alpina, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitis-idaea, Cladonia rangiferina,*

C. alpestris, *C. mitis*, *C. sylvatica*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Pleurozium schreberi*) редколесья.

2. Ивовые (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. hastata*) осоково-разнотравно-моховые (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*, *Rubus arcticus*, *Trollius europaeus*, *Polemonium acutiflorum*, *Equisetum arvense*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*, *Veratrum lobelianum*, *Carex brunnescens*) заросли.

3. Разнотравные нивальные луговины.

Преобладающие типы сочетаний картируемых единиц растительности

В основной текст легенды для растительности тундры и лесотундры сочетания не включены с тем, чтобы не перегружать ее слишком большим количеством номеров. Сочетания показаны на самой карте графическим способом — с помощью внемасштабных знаков. Ниже указаны наиболее распространенные сочетания подзональных и гидрофитных вариантов тундр и редколесий и разных типов болот, свойственных каждой подзоне. В сочетаниях приняты сокращенные наименования, поскольку содержание типов тундр, редколесий и болот, входящих в сочетания, раскрывается в соответствующих номерах легенды.

Типичная тундра

1. Пятнисто-мелкобугорковые разнотравно-осоково-моховые в сочетании с редкоивняковыми травяно-моховыми тундрами.
2. Пятнисто-мелкобугорковые разнотравно-осоково-моховые тундры в сочетании с осоково-пушицево-гипновыми мезотрофными болотами.
3. Пятнисто-мелкобугорковые кустарничково-лишайниковые в сочетании с редкоивняковыми травяно-моховыми тундрами.
4. Мелкобугорковато-западинный комплекс травяно-осоково-моховых тундр и осоково-сфагновых болот в сочетании с осоково-пушицево-гипновыми мезотрофными болотами.

Южная тундра

5. Мелкобугорковые мелкоивняково-ерниковые осоково-кустарничковые зеленомошные тундры в сочетании с полигональными болотами.
6. Мелкобугорковые мелкоивняково-ерниковые осоково-кустарничковые зеленомошные тундры в сочетании с плоскобугристыми болотами.
7. Мелкобугорковые мелкоивняково-ерниковые кустарничковые зеленомошно-лишайниковые тундры в сочетании с ивняковыми травяно-кустарничковыми зеленомошно-долгомошными тундрами и полигональными болотами.
8. Мелкобугорковые мелкоивняково-ерниковые кустарничковые зеленомошно-лишайниковые тундры в сочетании с ивняковыми травяно-кустарничковыми зеленомошно-долгомошными тундрами и плоскобугристыми болотами.
9. Мелкобугристо-западинный комплекс мелкоерниковых травяно-кустарничковых зеленомошно-сфагновых тундр и пушицево-осоково-сфагновых болот в сочетании с полигональными болотами.
10. Мелкобугристо-западинный комплекс мелкоерниковых травяно-кустарничковых зеленомошно-сфагновых тундр и пушицево-осоково-сфагновых болот в сочетании с полигональными болотами, местами с ивняковыми травяно-кустарничковыми зеленомошно-долгомошными тундрами.
11. Плоскобугристые болота в сочетании с полигональными.
12. Бугорковые ивняково-ерниковые кустарничковые зеленомошные тундры в сочетании с плоскобугристыми болотами.

13. Бугорковые ивняково-ерниковые кустарничковые зеленомошно-лишайниковые тундры в сочетании с плоскобугристыми болотами, местами с ивняковыми травяно-кустарничковыми зеленомошно-долгомошными тундрами.

Лесотундра

14. Мелкобугристо-западинный комплекс ерниковых травяно-кустарничковых зеленомошно-сфагновых тундр и пушицево-осоково-сфагновых болот в сочетании с крупнобугристыми болотами и еловыми осоково-кустарничковыми долгомошно-сфагновыми редколесьями.

15. Еловые кустарничковые зеленомошные редколесья в сочетании с крупнобугристыми болотами.

16. Еловые кустарничковые зеленомошные редколесья в сочетании с березово-еловыми редкостойными лесами.

17. Крупнобугристые болота в сочетании с грядово-мочажинными сфагновыми мезоолиготрофными болотами.

II. ЛЕСА[1]

Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса

Северотаежные еловые леса и производные сообщества на их месте

1. Еловые (*а* — из *Picea obovata*×*P. abies*; *б* — из *P. obovata*) с примесью сосны и березы, большей частью редкостойные, с участием в подлеске *Betula nana*, с мозаичным лишайниково-моховым покровом (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*, *Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*) кустарничковые (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*); преобладают воронично-черничные, голубично-черничные, ерниковые.

2. Березово-еловые (*Picea obovata*×*P. abies*, *P. obovata*, *Betula pubescens*) редкостойные, часто с кустарниковым ярусом из *Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, сфагновые и долгомошные (*Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*) травяно-кустарничковые (*Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*); преобладают ерниково-сфагновые, морошково-сфагновые, кустарничково-сфагново-долгомошные, на северо-западе кизильниково-сфагновые.

3. Еловые редкостойные с мозаичным лишайниково-моховым покровом кустарничковые в сочетании с березово-еловыми сфагновыми и долгомошными лесами и сосново-кустарничково-пушицево-сфагновыми мезоолиготрофными и травяно-сфагновыми мезотрофными болотами.[2]

   4. Березовые (*Betula pubescens*, *B. pendula*) редкостойные моховые (зеленомошные, сфагновые и долгомошные) кустарничковые.[3]

   5. Сельскохозяйственные земли (пашни, мелколесья и небольшие участки лесов).

---

[1] Составили Т. И. Исаченко и А. С. Карпенко.

[2] В сочетаниях приняты сокращенные наименования, поскольку содержание типов лесов и болот, входящих в сочетание, расшифровывается в соответствующих номерах легенды лесов и болот.

[3] Номера производных сообществ (березовых и осиновых) ставятся после номеров коренных, которые они сменили. Номера сельскохозяйственных земель располагаются за номерами всех коренных и производных лесов, на месте которых они образовались. Подчиненное положение этих подразделений растительности подчеркнуто также их положением в легенде.

Среднетаежные еловые и пихтово-еловые леса и производные сообщества на их месте

6. Еловые (*а* — из *Picea abies*; *б* — из *P. obovata*×*P. abies*; *в* — из *P. obovata*) зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) кустарничковые (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*) с мелкотравьем (*Pyrola rotundifolia*, *Ramischia secunda*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*); преобладают зеленомошные черничные, зеленомошные брусничные, зеленомошные.

7. Пихтово-еловые (*а* — из *Picea obovata*×*P. abies*, *Abies sibirica*; *б* — из *Picea obovata*, *Abies sibirica*) зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) кустарничковые (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*) с мелкотравьем (*Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Ramischia secunda*); преобладают зеленомошные черничные, зеленомошные брусничные, зеленомошные.

8. Еловые (*Picea obovata*×*P. abies*, *P. obovata*) сфагновые и долгомошные (*Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum*, *Polytrichum commune*) кустарничково-травяные (*Equisetum silvaticum*, *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Ledum palustre*); преобладают хвощево-сфагновые, осоково-долгомошные, хвощево-долгомошные, кустарничково-долгомошные.

9. Еловые зеленомошные в сочетании с еловыми долгомошными и сфагновыми травяными лесами.

10. Березовые и осиново-березовые (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*) зеленомошные травяно-кустарничковые и травяные, частично долгомошные и сфагновые (*а* — на месте еловых; *б* — на месте пихтово-еловых лесов).

11. Сельскохозяйственные земли (пашни, мелколесья, луга и небольшие участки лесов).

Южнотаежные еловые и пихтово-еловые леса и производные сообщества на их месте

12. Еловые (*а* — из *Picea abies*; *б* — из *P. obovata*×*P. abies*; *в* — из *P. obovata*) с несомкнутым покровом зеленых мхов травяно-кустарничковые (*Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*) часто с участием неморальных элементов в травяном покрове (*Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*); преобладают кислично-черничные, кислично-мелкопапоротниковые, кисличные.

13. Пихтово-еловые (*а* — из *Picea obovata*×*P. abies*, *Abies sibirica*; *б* — из *Picea obovata*, *Abies sibirica*) местами с липой в подлеске кустарничково-травяные и травяные (*Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*,[1] *Gymnocarpium dryopteris*, *Aconitum excelsum*, *Anemone altaica*, *A. ranunculoides*, *Vaccinium myrtillus*) со значительным участием неморальных видов в травостое (*Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*); преобладают кислично-папоротниковые, чернично-кисличные, неморальнотравяно-кисличные.

14. Еловые (*Picea obovata*×*P. abies*, *P. obovata*) долгомошные и сфагновые (*Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*) кустарничковые и травяные (*Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Carex globularis*, *Equisetum silvaticum*); преобладают чернично-долгомошные, осоково-долгомошные, хвощево-долгомошные, осоково-сфагновые.

15. Еловые зеленомошные травяно-кустарничковые в сочетании с еловыми долгомошными и сфагновыми лесами.

---

[1] *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (=*D. spinulosa* [Müll.] O. Kuntze). *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray (=*D. austriaca* [Jacq.] Woynar).

16. Березовые, осиновые, сероольховые (*Betula pubescens, B. pendula, Populus tremula, Alnus incana*), на востоке с липой в подлеске, неморальнотравяные, а также березовые долгомошные и сфагновые травяно-кустарничковые (*а* — на месте еловых; *б* — на месте пихтово-еловых лесов).

17. Сельскохозяйственные земли (пашни, луга, залежи, мелколесья и небольшие участки лесов).

Широколиственно-еловые и широколиственно-пихтово-еловые леса и производные сообщества на их месте

18. Еловые (*а* — из *Picea abies*, на западе с *Carpinus betulus*; *б* — из *P. abies* × *P. obovata*) неморальнотравяные сложные (с подлеском из *Corylus avellana, Tilia cordata, Euonymus verrucosa*), местами с развитым вторым ярусом из широколиственных пород (*Tilia cordata, Acer platanoides, Ulmus laevis, Quercus robur).*

19. Еловые альварные леса с участием сосны и дуба (*Picea abies, Pinus silvestris, Quercus robur)* с подлеском из *Juniperus communis* неморальнотравяные с боровыми элементами (*Brachypodium pinnatum, Calamagrostis arundinacea, Hepatica nobilis, Geranium sanguineum, Pulsatilla patens, Asperula tinctoria, Arctostaphylos uva-ursi).*

20. Широколиственно-еловые (*Picea abies, Quercus robur, Tilia cordata, Acer platanoides*) неморальнотравяные (*а* — с *Fagus silvatica*; *б* — с *Carpinus betulus*).

21. Пихтово-еловые (*а* — из *Picea obovata*×*P. abies, Abies sibirica*; *б* — из *Picea obovata, Abies sibirica*) неморальнотравяные сложные (с подлеском из *Tilia cordata, Euonymus verrucosa*), местами с развитым вторым ярусом из *Tilia cordata, Acer platanoides.*

22. Широколиственно-пихтово-еловые (*Picea obovata*×*P. abies, P. obovata, Abies sibirica, Tilia cordata, Quercus robur, Acer platanoides)* неморальнотравяные.

23. Еловые неморальнотравяные сложные в сочетании с еловыми травяно-сфагновыми лесами и березово-черноольховыми крупнотравными болотами.

24. Березовые (*Betula pendula*) и осиновые с участием широколиственных пород неморальнотравяные (*а* — на месте еловых и широколиственно-еловых; *б* — на месте пихтово-еловых и широколиственно-пихтово-еловых лесов).

25. Сельскохозяйственные земли (пашни, луга, залежи, мелколесья и небольшие участки лесов).

Сосновые и широколиственно-сосновые леса

Северотаежные сосновые леса

26. Сосновые редкостойные лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые (*Cladonia alpestris, C. rangiferina, C. sylvatica, Cetraria islandica, Pleurozium schreberi*) кустарничковые (*Empetrum nigrum, Vaccinium vitis-idaea*), местами производные на месте еловых лесов; преобладают воронично-лишайниковые, воронично-бруснично-лишайниковые, воронично-бруснично-зеленомошные.

27. Сосновые редкостойные сфагновые (*Sphagnum nemoreum, S. russowii, Polytrichum commune*); преобладают пушицево-сфагновые, ерниково-сфагновые, кустарничково-сфагновые (*Vaccinium uliginosum, Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata*).

Средне- и южнотаежные сосновые леса и производные сообщества на их месте

28. Сосновые лишайниковые (*Cladonia alpestris, C. rangiferina, C. sylvatica, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*) кустарничковые (*Vaccinium vitis-idaea, Calluna vulgaris, Arctostaphylos uva-ursi*);

преобладают бруснично-лишайниковые, толокнянково-лишайниковые, вересковые (на западе).

29. Сосновые, местами с примесью ели, зеленомошные (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum undulatum*) кустарничковые (*Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus, Calluna vulgaris*), часто длительно-производные на месте еловых лесов; преобладают бруснично-зеленомошные, чернично-зеленомошные, зеленомошные, орляково-зеленомошные.

30. Лиственнично (*Larix sibirica*)-сосновые и сосново-лиственничные зеленомошные кустарничковые (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*).

31. Сосновые долгомошные и сфагновые (*Polytrichum commune, Sphagnum magellanicum, S. angustifolium*) кустарничковые (*Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Ledum palustre*); преобладают кустарничково-долгомошные и кустарничково-сфагновые.

32. Сосновые зеленомошные кустарничковые в сочетании с сосновыми долгомошными и сфагновыми кустарничковыми лесами, а также осоково-сфагновыми мезотрофными болотами.

33. Сосновые зеленомошные кустарничковые в сочетании с еловыми зеленомошными кустарничковыми и сосновыми лишайниковыми лесами.

34. Сосновые зеленомошные кустарничковые и березовые долгомошные леса в сочетании с осоковыми и березово-осоково-сфагновыми евтрофными и мезотрофными болотами.

35. Сосновые долгомошные и сфагновые кустарничковые в сочетании с березово-черноольховыми лесами и осоково-сфагновыми мезотрофными болотами.

36. Березовые (*Betula pendula, B. pubescens*) и сосново-березовые травяно-кустарничковые и травяные.

37. Сельскохозяйственные земли (пашни, залежи, мелколесья и небольшие участки лесов).

Широколиственно-сосновые, сосновые остепненные леса и производные сообщества на их месте

38. Сосновые с разреженным лишайниковым покровом, с участием южноборовых и остепненных элементов (*Veronica spicata, Genista tinctoria, Koeleria glauca, Dracocephalum ruyschiana, Cytisus zingeri*), сухотравные, местами с дубом, липой во втором ярусе или в подлеске.

39. Сосновые с разреженным моховым покровом кустарничково-травяные (*Calamagrostis arundinacea, Melampyrum pratense, Rubus saxatilis, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*), в подлеске часто *Cytisus zingeri*, местами дуб, липа, на западе граб.

40. Грабово-дубово-сосновые и дубово-сосновые с грабом (*Querçus robur, Carpinus betulus, Corylus avellana, Euonymus verrucosa*) кустарничково-травяные (*Pteridium aquilinum, Oxalis acetosella, Rubus saxatilis, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*) (приднепровские).[1]

41. Широколиственно-сосновые и сосновые сложные, местами с елью (*Quercus robur, Tilia cordata, Acer platanoides, Corylus avellana, Euonymus verrucosa*) кустарничково-травяные (*Calamagrostis arundinacea, Convallaria majalis, Polygonatum officinale, Melica nutans, Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus*) (среднерусские).

42. Широколиственно-сосновые и сосновые сложные (*Quercus robur, Tilia cordata, Cerasus fruticosa, Cytisus ruthenicus, C. zingeri*) разнотравно-злаковые (*Calamagrostis arundinacea, Brachypodium pinnatum, Polygonatum officinale, Orobus vernus*), с участием элементов сухих осветленных лесов (*Pyrethrum corymbosum, Filipendula hexapetala, Origanum vulgare, Genista tinctoria*) (приволжские).

43. Сосновые с разреженным моховым покровом кустарничково-травяные в сочетании с сосновыми сухотравными лесами.

---

[1] Географическая приуроченность дается лишь для тех типов, которые имеют узкий и четкий ареал. Большинство же подразделений легенды и в первую очередь все таежные леса характеризуются широким географическим ареалом, поэтому в легенде он не указывается.

44. Сосновые с разреженным моховым покровом кустарничково-травяные в сочетании с сосновыми долгомошными и сфагновыми кустарничковыми лесами и осоково-сфагновыми мезотрофными болотами.

45. Широколиственно-сосновые и сосновые сложные в сочетании с сосновыми с разреженным моховым покровом кустарничково-травяными и сосновыми сухотравными лесами.

46. Осиново-березовые (*Betula pendula, Populus tremula*), местами с участием широколиственных пород.

47. Сельскохозяйственные земли (пашни, луга, мелколесья и небольшие участки лесов).

Широколиственные леса

48. Дубовые с елью (*Quercus robur, Tilia cordata, Acer platanoides, Picea abies*) неморальнотравяные (*Aegopodium podagraria, Asperula odorata, Stellaria holostea, Pulmonaria obscura*) с участием бореальных элементов (*Oxalis acetosella, Vaccinium myrtillus, Trientalis europaea*), частично производные на месте широколиственно-еловых лесов (*а—с Carpinus betulus*).

49. Грабово-дубовые и дубовые с грабом (*Quercus robur, Carpinus betulus, Corylus avellana, Euonymus verrucosa, E. europaea, Thelycrania sanguinea*) неморальнотравяные с участием бореальных элементов (*Oxalis acetosella, Vaccinium myrtillus*) (приднепровские).

50. Дубовые с ясенем (*Quercus robur, Fraxinus excelsior, Tilia cordata, Acer platanoides, Acer campestre, Corylus avellana, Euonymus verrucosa*) неморальнотравяные (*Carex pilosa, Galeobdolon luteum, Aegopodium podagraria, Stellaria holostea*) (среднерусские и частично приволжские).

51. Дубовые (*Quercus robur, Cerasus fruticosa, Cytisus zingeri, C. ruthenicus*) разнотравно-злаковые с луговостепными элементами (*Calamagrostis arundinacea, Brachypodium pinnatum, Poa angustifolia, Filipendula hexapetala, Pyrethrum corymbosum*), преимущественно на месте дубово-сосновых лесов (приволжские).

52. Липово-дубовые (*Quercus robur, Tilia cordata, Ulmus glabra, U. laevis, Corylus avellana, Euonymus verrucosa, Crataegus sanguinea, Thelycrania alba, Cerasus fruticosa, Cytisus ruthenicus, C. zingeri*), неморальнотравяные с участием элементов сухих осветленных лесов и луговых степей (*Calamagrostis arundinacea, Brachypodium pinnatum, Libanotis intermedia, Filipendula hexapetala, Pyrethrum corymbosum*) (приволжско-заволжские).

53. Дубовые, большею частью разреженные (*Quercus robur, Ulmus campestris, Acer tataricum, Prunus stepposa, Cerasus fruticosa, Amygdalus nana*) остепненные (*Zerna inermis, Poa angustifolia, Origanum vulgare, Pyrethrum corymbosum*) байрачные леса (*а — с Carpinus betulus*).

54. Широколиственно-черноольховые (*Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior, Quercus robur, Betula pubescens*) крупнотравные (*Urtica dioica, Impatiens noli-tangere, Filipendula ulmaria*).

55. Липовые (*Tilia cordata*) с примесью других широколиственных пород, большею частью на месте широколиственно-хвойных и дубовых лесов.

56. Осиновые и березовые (*Betula pendula, Populus tremula*) с примесью широколиственных пород.

57. Сельскохозяйственные земли (пашни, луга, мелколесья и небольшие участки лесов).

Внемасштабные знаки сообществ

1. Пихтарники (*Abies sibirica*).
2. Сосновые травяно-кустарничковые (*Erica tetralix, Calluna vulgaris, Salix rosmarinifolia, Carex hostiana, C. panicea, C. buxbaumii, Sphagnum fuscum, S. magellanicum*) леса (грини).

3. Ясеневые и дубово-ясеневые (*Fraxinus excelsior, Quercus robur, Tilia cordata, Alnus glutinosa, Picea abies*) травяные (*Filipendula ulmaria, Cirsium oleraceum, Brachypodium silvaticum* и др.) леса.

4. Кленовые (*Acer platanoides*) леса на месте дубрав.

5. Кустарниковые заросли из *Betula humilis.*

6. Дубовые рощи из *Quercus robur.*

7. Дубравы из *Quercus petraea.*

8. Буковые леса (*Fagus silvatica*).

9. Низинные и переходные болота с восковником (*Myrica gale*).

10. Приморские, частично солончаковые луга и болота (*Juncus gerardii, Alopecurus arundinaceus, Triglochin maritima, Phragmites communis, Calamagrostis neglecta, Glaux maritima*).

11. Сосновые леса с остепненными элементами (*Phleum phleoides, Trifolium montanum, Koeleria glauca, Filipendula hexapetala, Holcus lanatus*).

12. Сосновые травяные (*Calamagrostis epigeios, Festuca rubra, F. ovina, Deschampsia flexuosa, Koeleria glauca*) леса на дюнах и прибрежных песках; частично песчаные косы, закрепленные соснами (*Pinus silvestris,* местами *P. montana*).

Внемасштабные знаки, указывающие примесь пород

1. *Pinus silvestris,* 2. *Picea abies,* 3. *P. obovata,* 4. *Abies sibirica,* 5. *Pinus sibirica,* 6. *Tilia cordata,* 7. *Fraxinus excelsior,* 8. *Quercus petraea,* 9. *Erica tetralix,* 10. *Quercus robur,* 11. *Larix sibirica.*

III. СТЕПИ[1]

Причерноморские степные формации

1. Луговые северопричерноморские степи и остепненные луга (*Stipa pennata, S. stenophylla, S. capillata, Festuca sulcata, Bromus riparius, Poa angustifolia,* луговостепное разнотравье) на сверхмощных, мощных и выщелоченных черноземах.

   а. Среднеднепровский (украинский) вариант (со значительным участием *Carex humilis* и малым участием *Bromus riparius*).

   б. Среднерусский (верхнедонской) вариант (со значительным участием *Bromus riparius,* а на Среднерусской возвышенности и *Carex humilis*).

   в. Закамско-заволжский вариант (без *Carex humilis* и *Bromus riparius*).

1А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сильно сбитые пастбища по склонам балок, преимущественно типчаковые и узколистномятликовые) на месте луговых северопричерноморских степей и остепненных лугов на сверхмощных, мощных и выщелоченных черноземах.

---

[1] Составил Е. М. Лавренко.

Для некоторых из упоминаемых далее степных злаков следует сделать номенклатурные уточнения.

Широко распространенную степную овсяницу или типчак мы далее по традиции называем *Festuca sulcata.* Однако, как выяснил Н. Н. Цвелев («Растения Центральной Азии», вып. 4, 1968 : 171, 172), под этим названием скрываются по крайней мере два вида — широко распространенная (от Средней Европы до Монголии и Тибета) *F. valesiaca* Schleich. (включая *F. pseudoovina* Hack.) и менее широко распространенная *F. rupicola* Heuff. (=*F. sulcata* (Hack.) Nym.), видимо, не встречающаяся в Центральной Азии. Степеведам предстоит выяснить распространение и экологию этих двух видов типчака.

Широко распространенный в более северных, преимущественно луговых степях *Stipa stenophylla* Czern. (*S. cerariorum* Pančič, *S. longifolia* Borb.) на основании исследований Я. О. Мартиновского и В. Скалицкого (J. O. Martinovsky und V. Skalicky, Preslia, 41, 4, 1969) должен, видимо, называться *S. tirsa* Stev. emend. Čelak.

Приводимый далее *Stipa pennata sabulosa* соответствует *S. sabulosa* (Pacz.) Sljusarenko.

а. На месте Среднеднепровского (украинского) варианта.

б. На месте Среднерусского (верхнедонского) варианта.

в. На месте Закамско-заволжского варианта.

2. Петрофитные (кальцефитные) луговые среднерусские степи на выходах карбонатных пород (мела, известняков), преимущественно разнотравно-осоковые (*Carex humilis, C. pediformis,* а также *Helictotrichon desertorum*, *Stipa pennata*, *S. capillata*, *Bromus riparius* и луговостепное разнотравье) с рядом петрофильных видов на слабо развитых щебнистых черноземах.

а. Верхнедонской вариант (на девонских известняках) с *Schivereckia podolica, Potentilla tanaitica*, *Scutellaria chitrovoi, Dendranthema zawadskii.*

б. Верхнеоскольско-донецкий вариант (на меловых отложениях) с *Schivereckia podolica*, *Daphne cneorum* (*D. julia*), *Androsace kosopoljanskii*, *Bupleurum multinerve*, *Dendranthema zawadksii.*

3. Петрофитные (кальцефитные) луговые приволжские степи, преимущественно разнотравно-типчаково-тырсовые и разнотравно-типчаково-перистоковыльные (*Stipa capillata, S. pennata*), а также разнотравно-прибрежнокостровые (*Bromus riparius)* с участием в разнотравье кальцефильных видов (*Astragalus onobrychis*, *Salvia nutans* и др.) на карбонатных слаборазвитых щебнистых черноземах (на меловой подпочве).

4. Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные причерноморские степи (*Stipa stenophylla*, *S. ucrainica*, *S. rubens*, *S. pulcherrima*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, *Bromus riparius*; из северостепного (луговостепного) разнотравья — *Filipendula hexapetala, Trifolium montanum, Echium rubrum* и др., из южностепного разнотравья — *Crambe tataria, Limonium latifolium, Salvia nutans* и др.) на обыкновенных черноземах.

а. Приазовско-причерноморский вариант (без *Stipa rubens* и со *S. ucrainica* в Приазовье).

б. Среднедонской (донецко-донской) вариант (с участием *S. rubens* и без *S. ucrainica*).

4А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сильно сбитые пастбища, преимущественно типчаковые и полынковые, на склонах балок) на месте богаторазнотравно-типчаково-ковыльных причерноморских степей на обыкновенных черноземах.

а. На месте Приазовско-причерноморского варианта.

б. На месте Среднедонского (донецко-донского) варианта.

5. Разнотравно-типчаково-ковыльные причерноморские степи (*Stipa ucrainica, S. rubens, S. lessingiana, S. capillata, Festuca sulcata,* из разнотравья — *Trinia hispida, Limonium latifolium, Salvia nutans, Inula germanica* и др.) на южных черноземах.

а. Приазовско-причерноморский вариант (без *Stipa rubens* и со *Stipa ucrainica*).

б. Среднедонской (донецко-донской) вариант (со *Stipa rubens* и со *S. ucrainica* или без последнего).

5А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сильно сбитые пастбища по склонам балок, преимущественно типчаковые и полынковые) на месте разнотравно-типчаково-ковыльных причерноморских степей на южных черноземах.

а. На месте Приазовско-причерноморского варианта.

б. На месте Среднедонского (донецко-донского) варианта.

6. Петрофитные разнотравно-типчаково-ковыльные степи Донецкого кряжа (*S. stenophylla*, *S. rubens*, *S. ucrainica*, *S. dasyphylla*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, *Bromus riparius*; из петрофильного и гемипетрофильного разнотравья — *Achillea nobilis*, *A. leptophylla* и др.) на щебнистых, часто слаборазвитых обыкновенных черноземах (развившихся на продуктах выветривания каменноугольных сланцев и песчаников).

6А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сильно сбитые пастбища по склонам балок) на месте петрофитных разнотравно-типчаково-ковыльных степей Донецкого кряжа на щебнистых, часто слаборазвитых обыкновенных черноземах.

7. Типчаково-ковылковые (бедноразнотравные) причерноморские степи (*Stipa lessingiana*, *S. ucrainica*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, с бедным ксерофильным разнотравьем) на маломощных южных черноземах и более мощных темнокаштановых почвах.

7А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сильно сбитые пастбища по склонам балок, преимущественно типчаково-полынковые и полынковые) на месте типчаково-ковыльных (бедноразнотравных) причерноморских степей на маломощных южных черноземах и более мощных темнокаштановых почвах.

8. Гемипсаммофитные разнотравно-типчаково-тырсовые и типчаково-тырсовые (бедноразнотравные) причерноморские степи (*Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, иногда *S. pennata sabulosa*, — реже с другими видами перистых ковылей, местами с *Cleistogenes squarrosa*; из гемипсаммофильного разнотравья—*Euphorbia seguieriana*, *Helichrysum arenarium*, *Artemisia marschalliana* и др.) на супесчаных черноземных и темнокаштановых почвах.

8А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сбитые пастбища, обычно с преобладанием полынка и гемипсаммофильного разнотравья) на месте гемипсаммофитных разнотравно-типчаково-тырсовых и типчаково-тырсовых (бедноразнотравных) причерноморских степей на супесчаных черноземных и темнокаштановых почвах.

9. Псаммофитные разнотравно-типчаково-песчаноковыльные и типчаково-песчаноковыльные степи (*Stipa pennata sabulosa*, *Festuca beckeri*; из гемипсаммофильного и псаммофильного разнотравья и полукустарничков — *Euphorbia seguieriana*, *Thymus pallasianus*, *Achillea micrantha* [*A. gerberi*], *Artemisia marschalliana* и др.) на темносерых песках и бугристые пески, более или менее заросшие псаммофитами (*Leymus sabulosus*, *L. racemosus* [*L. giganteus*], *Carex colchica*, *Cytisus borysthenicus*, *Thymus pallasianus* и др.).

а. Днепровский вариант (с *Agropyron dasyanthum*, *Thymus borysthenicus*, *Centaurea breviceps* и др.).

б. Донецко-донской вариант (с *Agropyron tanaiticum*, *Centaurea donetzica* и др.).

10. Пустынные приморскополынно-типчаково-тырсовые и приморскополынно-типчаковые западнопричерноморские комплексные степи (*Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, *Agropyron pectiniforme*, *Artemisia maritima boschniakiana*) на глубокостолбчатых солонцах и сильносолонцеватых темнокаштановых почвах, частично распаханные.

11. Пустынные таврическополынно-житняковые, таврическополынно-типчаковые и таврическополынно-типчаково-тырсовые восточнопричерноморские комплексные степи (*Agropyron pectiniforme*, *Festuca sulcata*, *Stipa capillata*, частично *S. lessingiana* и *S. ucrainica*, более или менее обильна *Artemisia taurica*) на солонцеватых темнокаштановых и каштановых почвах, в значительной мере распаханные.

Заволжско-казахстанские степные формации

12. Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные заволжско-казахстанские степи (*Stipa stenophylla*, *S. rubens*, *S. pulcherrima*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*; из северостепного (луговостепного) разнотравья — *Filipendula hexapetala*, *Trifolium montanum* и др.; из южностепного разнотравья — *Crambe tataria*, *Salvia nutans* и др.) на обыкновенных черноземах.[1]

---

[1] Ряд паннонско-причерноморских степняков, характерных для степей Причерноморской провинции, хотя и встречаются изредка в этих степях в Заволжье, но никакой роли в них они не играют (*Bromus riparius*. *Paeonia tenuifolia*, *Echium rubrum* и др.); другие же степные паннонско-причерноморские и причерноморские виды вовсе отсутствуют в Заволжье (*Euphorbia stepposa*, *Salvia austriaca* и др.).

12А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сбитые пастбища по склонам балок, обычно типчаково-узколистномятликовые и полынковые) на месте богаторазнотравно-типчаково-ковыльных заволжско-казахстанских степей на обыкновенных черноземах.

13. Разнотравно-типчаково-ковыльные заволжско-казахстанские степи (*Stipa rubens*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*; северостепное разнотравье отсутствует, представлено только южностепное разнотравье) на южных черноземах.

13А. Сельскохозяйственные земли (пашни, реже — залежи, сбитые пастбища по склонам балок, обычно типчаковые и полынковые) на месте разнотравно-типчаково-ковыльных заволжско-казахстанских степей на южных черноземах.

14. Типчаково-ковылковые (беднoразнотравные) заволжско-казахстанские степи (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*) с бедным ксерофильным разнотравьем (в том числе с *Tanacetum achilleifolium* и местами с примесью полукустарничковой *Artemisia lercheana*) на темнокаштановых и каштановых почвах, часто с комплексным растительным покровом (на солонцах с пятнами типчаково-белополынных, типчаково-ромашниковых, ромашниковых и белополынных сообществ).

14А. Сельскохозяйственные земли (пашни, а также залежи и сбитые пастбища — полынковые, белополынные, ромашниково-белополынные) на месте типчаково-ковылковых (бедноразнотравных) заволжско-казахстанских степей на темнокаштановых и каштановых почвах.

15. Гемипсаммофитные разнотравно-типчаково-тырсовые и типчаково-тырсовые (бедноразнотравные) заволжско-казахстанские степи (*Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, иногда *S. pennata sabulosa*, реже с другими видами перистых ковылей, местами с *Cleistogenes squarrosa*; из гемипсаммофильного разнотравья — *Euphorbia seguieriana*, *Helichrysum arenarium*, *Artemisia marschalliana* и др.) на супесчаных черноземных и темнокаштановых почвах.

16. Псаммофитные разнотравно-типчаково-песчаноковыльные и типчаково-песчаноковыльные степи (*Stipa pennata sabulosa*, *Festuca beckeri*; из гемипсаммофильного и псаммофильного разнотравья — *Euphorbia seguieriana*, *Thymus pallasianus*, *Achillea micrantha* [*A. gerberi*], *Artemisia marschalliana* и др.) на темносерых песках и бугристые пески, более или менее заросшие псаммофитами (*Leymus racemosus*, *L. giganteus*, *Agropyron sibiricum* и др.).

17. Пустынные белополынно-типчаково-ковылковые и белополынно-пустынножитняково-типчаково-ковылковые заволжско-казахстанские комплексные степи (*Stipa lessingiana*, *Festuca sulcata*, *Agropyron desertorum*, полукустарничек *Artemisia lercheana*, немногочисленное ксерофильное разнотравье, в том числе *Tanacetum achilleifolium*) на светлокаштановых и сильносолонцеватых каштановых почвах, обычно с комплексным растительным покровом (на корковых солонцах — чернополынные сообщества с господством *Artemisia pauciflora*, на более глубоких солонцах — белополынные, прутняковые и ромашниковые сообщества с *Artemisia lercheana*, *Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*).

17А. Сельскохозяйственные земли (пашни, залежи, сбитые пастбища с преобладанием белополынных, чернополынных и полынковых) на месте пустынных белополынно-типчаково-ковылковых и белополынно-пустынножитняково-типчаково-ковылковых заволжско-казахстанских комплексных степей на светлокаштановых и сильносолонцеватых каштановых почвах.

Казахстанско-северотуранские пустынные формации

18. Полукустарничковые черно- и белополынные пустынные сообщества (*Artemisia pauciflora*, *A. lercheana*) на корковых и более глубоких солонцах, в комплексе с белополынно-типчаково-ковылковыми и белополынно-пустынножитняково-типчаково-ковылковыми степями (*Stipa les-*

singiana, *Festuca sulcata*, *Agropyron desertorum*) на светлокаштановых почвах.

18А. Сельскохозяйственные земли (пашни, залежи, сбитые пастбища, преимущественно белополынные, чернополынные и полынковые в комплексе) на солонцах, комплексирующихся со светлокаштановыми почвами.

Внемасштабные знаки

А. Небольшие массивы лесов (рощи, колки) и заросли арчевого стланика

1. *Pinus silvestris* (небольшие массивы сосновых лесов).
2. *Juniperus sabina* (заросли арчевого стланика на песках или на обнажениях каменистых пород).
3. *Populus tremula* (осиновые колки в западинах в лесостепи).
4. *Betula pendula* (*B. verrucosa*) (березовые колки в западинах среди песков).
5. *B. borysthenica* (березовые колки в западинах среди песков на Нижнем Днепре).
6. *Quercus robur* (небольшие дубовые рощи, преимущественно байрачные дубовые леса).
7. *Q. pubescens* (небольшие рощи).

Б. Небольшие участки болотной и луговой растительности

8. Сфагновые болота в лесостепи и степи (преимущественно на надлуговых песчаных и супесчаных террасах рек).
9. Луговые, луговоболотные и луговостепные сообщества западин в лесостепи и степи (среди степных равнин в местах обилия западин).
10. Луговые и луговостепные сообщества подов и лиманов в степи.
11. Галофитнолуговые сообщества (вне пойм, преимущественно на надлуговых террасах рек с суглинистыми почвами).

В. Небольшие участки полукустарничковых полынных и солянковых сообществ на засоленных почвах

12. Белополынные (*Artemisia lercheana*) сообщества на солонцах (вне основной части ареала этой полыни).
13. Чернополынные (*Artemisia pauciflora*) сообщества на солонцах (вне основной части ареала этой полыни).
14. Сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum*) сообщества на солончаках (в степной области).

Г. Тимьянники и тимьянниковые степи (растительность каменистых обнажений в степной области) [1]

Га. Причерноморские формации тимьянников и тимьянниковых степей

15. Тимьянники и тимьянниковые степи на обнажениях каменноугольных сланцев и песчаников в Донецком кряже (*Stachys krynkensis* Kotov, *Scrophularia donetzica* Kotov).
16. Тимьянники и тимьянниковые степи на обнажениях докембрийских кислых и средних кристаллических пород (гранитов, гнейсов и др.) в степном Причерноморье.

---

[1] Легенда тимьянников и тимьянниковых степей разработана более подробно благодаря строгой региональной приуроченности отдельных типов. Далее приводятся некоторые характерные виды, обычно эндемичные для указанного географического района и субстрата. В связи с обилием на каменистых обнажениях специфических (индикаторных для соответствующих субстратов), часто узкоэндемичных видов видовые названия приводятся с авторами последних.

а. Бугско-ингулецкий вариант (*Leontice odessana* Fisch., *Dianthus hypanicus* Andrz., *Silene hypanica* Klok.).

б. Приазовский вариант (*Erodium beketovii* Schmalh., *Thymus graniticus* Klok. et Schost., *Th. pseudograniticus* Klok. et Schost., *Achillea glaberrima* Klok., *Centaurea pseudoleucolepis* Kleop.).

17. Тимьянники и тимьянниковые степи на обнажениях третичных известняков в степном Причерноморье (*Koeleria brevis* Stev., *Genista scythica* Pacz. и др.).

а. Днестровско-днепровский вариант (*Koeleria moldavica* M. Alex., *Melica simulans* Klok., *Tanacetum* [*Pyrethrum*] *odessanum* [Klok.] Tzvel.).

b. Приазовский (еланчикско-миусский) вариант (обедненный по составу видов).

в. Крымский вариант (*Genista albida* Willd.).

г. Ставропольский вариант (местные расы *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey. и некоторые другие виды, тяготеющие к Кавказу).

18. Тимьянники и тимьянниковые степи на обнажениях карбонатных пород в степном и лесостепном Заволжье (*Hedysarum razoumovianum* Fisch., *Thymus baschkiriensis* Klok. et Schost.).

19. Тимьянники и тимьянниковые степи на обнажениях мела и меловых мергелей мелового возраста в степном и частично лесостепном Причерноморье (от бассейна Дона до Заволжья распространены — *Silene cretacea* Fisch., *Hedysarum cretaceum* Fisch.; от бассейна Дона до Предуральского плато распространены — *Matthiola fragrans* Bge., *Lepidium meyeri* Claus, *Linaria cretacea* Fisch.).

а. Крымский вариа́нт (*Sideritis marschalliana* Juz., *Salvia scabiosifolia* Lam. s. str., *Asperula supina* M. B. s. str.).

б. Приазовский (тузлово-крынкский) вариант (*Erysimum krynkense* Lavr., *Viola cretacea* Klok.).

в. Донецко-донской вариант (*Koeleria tallievii* Lavr., *Erysimum cretaceum* [Rupr.] Schmalh., *Hedysarum ucrainicum* Kaschm., *Daphne sophia* Kalen., *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Thymus cretaceus* Klok. et Schost., *Scrophularia cretacea* Fisch., *Artemisia hololeuca* M. B., и др.).

г. Правобережноволжский вариант (*Thymus dubjanskii* Klok. et Schost., *Tanacetum* [*Pyrethrum*] *sclerophyllum* [Krasch.] Tzvel., *Tragopogon cretaceus* S. Nikit.).

Гб. Заволжско-казахстанские формации тимьянников и тимьянниковых степей

20. Тимьянники и тимьянниковые степи на обнажениях мела и меловых мергелей мелового возраста в степном Заволжье — на территории Общего Сырта и в Западном Казахстане — на Предуральском плато (*Matthiola fragrans* Bge., *Lepidium meyeri* Claus, *Linaria cretacea* Fisch.).

а. Заволжский вариант (Общий Сырт) (эндемичных видов нет, но сюда заходят некоторые виды, свойственные меловым обнажениям в бассейне Дона и на правобережье Волги — *Silene cretacea* Fisch., *Hedysarum cretaceum* Fisch.).[1]

21. Голые и слабо заросшие бугристые пески (в степной области).

---

[1] Самым восточным вариантом, уже расположенным вне европейской части СССР, является:

б. Эмбинско-Уильский вариант (Предуральское плато) (помимо широко распространенных видов, свойственных меловому субстрату [см. выше], здесь встречается ряд казахстанских видов, произрастающих на обнажениях горных пород разной литологии).

IV. БОЛОТА

А. Растительность болот тундровой зоны[1]

Травяные и травяно-моховые болота

1. Травяно-осоковые евтрофно-мезотрофные (*Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum medium*), приморские.

2. Осоково-пушицево-гипновые мезотрофные (*Carex stans*, *C. rariflora*, *Eriophorum medium*, *Drepanocladus uncinatus*, *D. revolvens*, *Calliergon sarmentosum*), арктические.

3. Травяно(местами кустарничково)-сфагновые мезотрофные (*Carex aquatilis*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum russeolum*, *Sphagnum fallax, S. lindbergii, S. majus, S. obtusum*), гипоарктические.

Травяно-лишайниково-моховые болота

4. Травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые (*Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*, *Dicranum elongatum*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*, *Cetraria hiascens*, *C. islandica*, *Cladonia rangiferina*) на валиках, пушицево-осоково-сфагновые и пушицево-осоково-гипновые (*Eriophorum russeolum, Carex rariflora, C. rotundata*, *Sphagnum balticum*, *S. majus*, *Drepanocladus fluitans*, *D. exannulatus*) в мочажинах; полигональные, восточноевропейские.

Кустарниково-травяно-лишайниково-моховые болота

5. Ерниковые травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Sphagnum fuscum*, *S. nemoreum*, *Dicranum elongatum*, *Cladonia mitis, C. rangiferina*) на буграх и пушицево-осоково-сфагновые (*Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*, *Sphagnum balticum*) в ерсеях; плоскобугристые, восточноевропейские.

Б. Растительность болот лесной зоны[2]

Сфагновые болота

Печеночно-лишайниково-сфагновые деградированные таежные верховые болота, представленные эколого-динамическим рядом дистрофных и олиготрофных комплексов и ассоциаций.

6. Вересково-воронично-лишайниковые (*Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Cladonia*, *Cetraria*) с вторичными озерками и денудированными мочажинами в центре и сфагновыми мочажинами (*Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*, *Trichophorum caespitosum*, *Carex rariflora*, *Scheuchzeria palustris*) на склонах; южноприбеломорские.

7. Вересково-пушицево-лишайниково-сфагновые (*Calluna vulgaris*, *Eriophorum vaginatum*, *Cladonia*, *Sphagnum fuscum*) с денудированными мочажинами в центре, с вторичными озерками и сфагновыми мочажинами (*Sphagnum balticum, S. cuspidatum, S. majus*, *S. rubellum, Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*) на склонах и с периферийным рядом мезотрофных ассоциаций; восточноприбалтийские.

Сфагновые со *Sphagnum fuscum* типичные таежные верховые болота, представленные эколого-динамическим рядом олиготрофных комплексов и ассоциаций.

8. Кустарничково-сфагновые (*Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*, *Sphagnum fuscum*) с вторичными озерками и сфагновыми моча-

---

[1] Составила С. А. Грибова.

[2] Составила Т. К. Юрковская.

жинами (*Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. majus*, *S. rubellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*) в центре и на склонах и с периферийным рядом мезотрофных и мезоевтрофных ассоциаций, ильменско-ладожско-западнодвинские.

9. Кустарничково-морошково-сфагновые (*Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fuscum*) со сфагновыми мочажинами (*Sphagnum balticum*, *S. majus*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*) на склонах и с заболоченным лесом по краю, печорско-онежские.

10. Сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые (*Pinus silvestris* f. *litwinowii*, *Calluna vulgaris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. nemoreum*) с преобладанием вереска в западных районах и кассандры — в восточных; североевропейские.

Сфагновые со *Sphagnum magellanicum* типичные южнотаежные и подтаежные верховые болота, представленные эколого-динамическим рядом олиготрофных комплексов и ассоциаций.

11. Вересково-пухоносово-сфагновые (*Calluna vulgaris, Trichophorum caespitosum*, *Sphagnum rubellum*) со сфагновыми мочажинами (*Sphagnum balticum*, *S. magellanicum*, *S. tenellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*) на склонах и с периферийным рядом мезотрофных и мезоевтрофных ассоциаций; западноприбалтийские.

12. Сосново-кустарничково-сфагновые (*Pinus silvestris* f. *litwinowii*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum magellanicum*) со сфагновыми мочажинами (*Sphagnum balticum*, *S. majus*, *S. rubellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*) на склонах и с периферийным рядом мезотрофных и евтрофных ассоциаций; среднерусские.

13. Сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые (*Pinus silvestris* f. *uliginosa*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*) с поясным распределением сообществ; среднерусские и южнорусские.

Сфагновые с мезоолиготрофными и мезотрофными видами сфагнов переходные болота, представленные одной или экологически близкими группами ассоциаций.[1]

14. Березово-сосновые и березовые кустарниково-осоково-сфагновые, преимущественно мозаичные или комплексные, олигомезотрофные и мезотрофные (*Pinus silvestris*, *Betula pubescens*, *B. nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex lasiocarpa*, *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*).

15. Кустарничково-травяно-сфагновые и травяно-сфагновые, мезоолиготрофные и мезотрофные (*Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Salix lapponum*, *Carex lasiocarpa*, *C. inflata*, *Scheuchzeria palustris*, *Trichophorum alpinum*, *T. caespitosum*, *Sphagnum fallax*, *S. obtusum*, *S. papillosum*).

Травяно-сфагново-гипновые болота

16. Ерниковые травяно-кустарничково-моховые (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Polytrichum strictum*) на буграх и пушицево-осоково-гипновые и осоковые (*Eriophorum russeolum*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *C. chordorrhiza*, *Drepanocladus fluitans*, *Sphagnum lindbergii*, *S. majus*, *S. riparium*) в ерсеях; крупнобугристые, восточноевропейские.

17. Кустарничково-пухоносово-лишайниково-сфагновые (*Empetrum nigrum*, *Betula nana*, *Trichophorum caespitosum*, *Cladonia*, *Sphagnum fuscum*) на грядах; сфагново-осоковые (*Sphagnum balticum*, *S. jensenii*, *S. lindbergii, Carex rotundata, C. rariflora*) и травяные (*Eriophorum*

---

[1] Эта группа сфагновых болот имеет очень широкий ареал, охватывая всю Восточно-Европейскую равнину и выходя за ее пределы; поэтому географическая приуроченность следующих двух номеров не указывается.

angustifolium, *E. russeolum*) в мочажинах в составе мезоолиготрофно-мезоевтрофных грядово-мочажинных комплексов в центре; кустарничково-сфагновые мезоолиготрофные ассоциации на периферии; восточно-кольские аапа.

18. Ерниково-морошково-сфагновые (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. robustum*) на грядах; редкотравные, местами с обнаженным торфом, и мохово-травяные (*Sphagnum majus*, *Drepanocladus exannulatus*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata, Equisetum heleocharis, Carex chordorrhiza, C. limosa*) в мочажинах в составе олигомезотрофных грядово-озерковых и грядово-мочажинных комплексов в центре; сфагновые олиготрофные ассоциации и заболоченный лес на периферии; печорские аапа.

19. Ерниково-молиниево-осоково-сфагновые (*Betula nana*, *Molinia coerulea*, *Carex lasiocarpa*, *Sphagnum fuscum*, *S. papillosum*, *S. warnstorfii*) на грядах; осоково-разнотравные и разнотравно-осоково-гипновые (*Carex livida*, *Equisetum heleocharis*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*, *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus badius*, *D. lapponicus*, *D. vernicosus*) в мочажинах; нередки вторичные озерки с *Nymphaea candida* в составе мезотрофно-евтрофных грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов в центре и с периферийным рядом травяно-сфагновых, кустарничково-сфагновых и сосново-кустарничково-сфагновых ассоциаций; карельские кольцевые аапа.

Травяные и травяно-гипновые болота

20. Осоковые и осоково-гипновые, мезоевтрофные (*Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. diandra*, *C. inflata*, *C. nigra*, *C. panicea*, *C. vesicaria*, *Equisetum heleocharis*, *Calamagrostis neglecta*, *Menyanthes trifoliata*, *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus*), иногда с участием сфагнов (*Sphagnum contortum*, *S. subsecundum*, *S. teres*, *S. warnstorfii*); североевропейские.

21. Осоково-разнотравные и осоково-разнотравно-гипновые, обогащенные западными флористическими элементами, евтрофные (*Carex davalliana*, *C. hostiana*, *C. panicea*, *Sesleria coerulea*, *Myrica gale*, *Schoenus ferrugineus*, *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus intermedius*, *D. lycopodioides*); приморско-прибалтийские.

22. Злаково-крупнотравно-осоковые и гипново-осоковые, евтрофные (*Calamagrostis neglecta*, *Poa palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Filipendula ulmaria*, *Typha angustifolia*, *Phragmites communis*, *Carex acuta*, *C. limosa*, *C. dioica*, *C. flava*, *Drepanocladus aduncus*, *D. vernicosus*, *D. sendtneri*, *Calliergonella cuspidata*); полесские.

Лесные болота

23. Березово-сосновые, березовые или еловые осоково-разнотравные, мезоевтрофные (*Betula pubescens*, *Pinus silvestris*, *Picea abies*, *P. obovata*, *Juniperus communis*, *Carex caespitosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Phragmites communis*, *Sphagnum squarrosum*, *S. girgensohnii*, *Mnium* sp.); североевропейские.

24. Березово-черноольховые с елью, мозаичные, евтрофные (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Picea abies*, *P. abies*×*P. obovata*, *P. obovata*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Thelypteris palustris*, *Sphagnum squarrosum*, *S. teres*); южнотаежные, североевропейские.

25. Черноольховые крупнотравные, мозаичные, евтрофные (*Alnus glutinosa*, *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Filipendula ulmaria*, *Peucedanum palustre*, *Lythrum salicaria*, *Iris pseudacorus*, *Calla palustris*, *Thelypteris palustris*, *Athyrium filix-femina*); подтаежные, среднеевропейские.

26. Сельскохозяйственные земли на месте осушенных травяных и лесных евтрофных болот и заболоченных лугов (на месте 20—25).

Внемасштабные знаки

1 — осушенные болота, торфяные разработки и карьеры.

V. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМ РЕК

Эколого-динамические ряды пойменных сообществ тундровой и лесной зон и производные луга на их месте.[1]

1. Ивняково (*Salix phylicifolia*, *S. hastata*)-болотнолугово (*Calamagrostis langsdorffii*, *Carex aquatilis*)-кустарниковый (*Salix pyrolifolia*, *Alnaster fruticosus)* ряд.

Мелкозлаковые (*Festuca rubra*, *F. ovina*, *Poa alpina*, *Ranunculus borealis*, *Equisetum arvense*), крупнозлаковые (*Calamagrostis langsdorffii*, *Typhoides* [*Digraphis*] *arundinacea*), осоковые (*Carex aquatilis*) луга. (Печора в зоне тундр).[2]

2. Ивняково (*Salix glauca*, *S. phylicifolia*)-иво-лугово (*Salix viminalis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Bromus inermis*)-еловый (*Picea obovata*) ряд.

Мелкотравно-красноовсяницевые (*Festuca rubra*, *Polygonum viviparum*, *Equisetum arvense*), крупнозлаковые (*Calamagrostis langsdorffii*, *Bromus inermis*, *Typhoides arundinacea*), осоковые (*Carex caespitosa*, *C. aquatilis*) луга с фрагментами лесов и кустарников. (Печора ниже Усть-Усы до зоны тундр).

3. Ивняково (*Salix acutifolia*, *S. viminalis*)-кустарниково (*S. triandra*, *S. myrsinifolia*, *Alnus incana*)-темнохвойный ряд: *а* — с *Picea abies* × ×*P. obovata*; *б* — с *Picea obovata* и *Abies sibirica*.

Разнотравно-злаковые (*Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Equisetum arvense*, *Rhinanthus major*), разнотравно-крупнозлаковые (*Calamagrostis langsdorffii*, *Festuca pratensis*, *Agropyron repens*, *Typhoides arundinacea*, *Trifolium medium*, *Vicia cracca*, *Filipendula ulmaria*, *Veronica longifolia*, *Thalictrum minus*, *Heracleum sibiricum*), осоковые (*Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. caespitosa*) луга и пахотные земли с фрагментами лесов и кустарников. (Сев. Двина, Печора выше Усть-Усы, Вычегда, Кама до Соликамска).

4. Ивняково (*Salix viminalis*, *S. acutifolia*)-ольхово (*Alnus incana*, *A. glutinosa*)-широколиственно (*Quercus robur*, *Tilia cordata*)-темнохвойный ряд: *а* — с *Picea abies*×*P. obovata; б* — с *Picea obovata* и *Abies sibirica.*

Злаково-разнотравные (*Festuca rubra*, *F. ovina*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Rhinanthus minor*, *Hieracium umbellatum*, *Thalictrum minus*), крупнозлаковые (*Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Typhoides arundinacea*), осоковые (*Carex acuta*) луга и пахотные земли с фрагментами лесов и кустарников. (Кама, Вятка, Сухона, Волхов).

5. Ивняково (*Salix acutifolia*, *S. triandra*, *S. viminais*)-черноольхово (*Alnus glutinosa*)-дубовый (*Quercus robur*) ряд.

Разнотравно-злаковые со степными элементами (*Festuca rubra, Agrostis syreistschikowii, Poa angustifolia, Koeleria delavignei, Filipendula hexapetala*, *Medicago falcata*), разнотравно-крупнозлаковые (*Alopecurus pratensis*, *Bromus inermis*, *Typhoides arundinacea*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium pratense*), осоковые (*Carex acuta*, *C. vulpina*) луга и пахотные земли с фрагментами лесов и кустарников. (Волга выше Казани, Кама ниже г. Осы, низовья Вятки, Ветлуги, Клязьма до устья Тезы).

6. Ивняково (*Salix acutifolia*)-болотно (*Phragmites communis*, *Typha latifolia, Calamagrostis neglecta, Carex acuta, C. limosa*)-черноольхово (*Alnus glutinosa*)-дубовый (*Quercus robur*) ряд.

---

[1] Составила В. В. Липатова.

[2] Растительность пойм рек характеризуется одним номером легенды. Вначале указывается восстановленный ряд сообществ, им подчинены луга, возникшие на их месте.

Разнотравно-злаковые (*Agrostis tenuis, A. canina, Anthoxanthum odoratum, Koeleria delavignei, Dianthus borbasii, Potentilla erecta*) и злаковые (*Poa pratensis, Agrostis tenuis*) луга, осоковые (*Carex acuta, C. vulpina*) болота и пахотные земли с фрагментами лесов и кустарников. (Припять, Днепр ниже г. Лоева).

7. Ивняково (*Salix acutifolia, S. triandra, S. viminalis*)-черноольхово (*Alnus glutinosa*)-осокорево (*Populus nigra*)-вязово (*Ulmus laevis*)-дубовый (*Quercus robur*) ряд.

Разнотравно-злаковые остепненные (*Festuca sulcata, Koeleria delavignei, Filipendula hexapetala, Trifolium montanum, Libanotis intermedia, Carex praecox*), крупнозлаковые и злаково-разнотравные (*Alopecurus pratensis, Bromus inermis, Agropyron repens, Beckmannia eruciformis, Cenolophium fischeri, Sanguisorba officinalis, Serratula coronata*) и осоковые (*Carex acuta*) луга и пахотные земли с фрагментами лесов и кустарников. (Ока, Мокша, Цна, Волга в Куйбышевской обл., Клязьма ниже устья Тезы).

VI. ЛУГА

1. Разнотравно-осоково-злаковые приозерные (*Carex acuta, Calamagrostis langsdorffii, Deschampsia caespitosa, Polygonum bistorta).*
2. Приморские солончаковатые (*Dupontia psilosantha, Puccinellia phryganodes, P. angustata*).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 IV 1970).

УДК (018).0001.2

Т. Ф. Петрова

МЕТОД ПРИГОТОВЛЕНИЯ ТОТАЛЬНЫХ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ ЭНДОСПЕРМА

С 1 рисунком

T. F. PETROVA. THE METHOD OF PREPARING THE TOTAL EMBRYOLOGICAL PREPARATIONS OF THE INTACT ENDOSPERM

Для изучения нуклеарного эндосперма разработана новая модификация метода тотальных постоянных препаратов. Из семяпочек, фиксированных, по Навашину (10 : 4 : 1), в воде, извлекали эндосперм, окрашивали его по Фёльгену и заключали в бальзам в целом или расчлененном виде. Метод имеет ряд преимуществ перед микротомным.

Основным методом приготовления препаратов для различных эмбриологических исследований растений является метод постоянных микротомных препаратов. Обладая бесспорными достоинствами, он имеет, однако, существенные недостатки, связанные с тем, что полную картину строения исследуемого органа или ткани приходится воссоздавать по серии срезов. При этом из поля зрения исследователя могут исчезнуть важные элементы структуры объекта, целостность которых нарушается при резке. Кроме того, часто возникают значительные артефакты, обусловленные заливкой в парафин.

Указанные недостатки микротомного метода особенно сильно проявляются при исследовании эндосперма нуклеарного типа, представляющего собой на ранних стадиях развития тонкую цитоплазматическую пленку с ядрами, выстилающую полость зародышевого мешка и достигающую иногда нескольких миллиметров в длину при толщине в несколько микрон.

В связи с этим многие исследователи эндосперма не только нуклеарного, но также и клеточного используют различные модификации метода приготовления тотальных препаратов этой ткани. Так Рутисхаузер и Хунцкиер (Rutishauser, Hunzkier, 1950), а вслед за ними и другие авторы (La Cour, Rutishauser, 1954; Brock, 1954, 1955) при исследовании нуклеарного эндосперма различных видов *Liliaceae* и *Ranunculaceae* пользовались следующей предложенной ими методикой: семяпочки, извлеченные из завязи, фиксировали в смеси спирт-уксусная кислота в течение одного часа и далее проводили последовательно через спирты в воду. После 12-минутного гидролиза в 1 N HCl при t° 60° семяпочки окрашивали по Фёльгену и промывали в проточной воде для усиления окраски. Затем извлекали эндосперм с зародышем, раздавливали их в капле 45%-й уксусной кислоты и заливали в эупараль.

Большая группа исследователей школы Гейтлера (Geitler, 1955) — Чермак-Воесс (Tschermak-Woess, 1957), Энценберг (Enzenberg, 1961), Эрбрих (Erbrich, 1965) и другие изучали цитологию эндосперма различных типов развития преимущественно на тонких, сделанных от руки (иногда с помощью объектодержателя) срезах как живых семяпочек, так и фиксированных в смеси спирт-уксусная кислота (3 : 1). Далее срезы окрашивали холодным ацето-кармином, иногда с предварительным протравливанием в 3%-х железных квасцах; препараты окантовывали или переводили в эупараль. Иногда эти авторы вычленяли эндосперм в фиксаторе или в ацето-кармине и приготовляли препараты из эндоспермальных «пленок». При кариологических исследованиях, в частности при изучении эндомитотического роста ядер эндосперма, они отдают предпочтение ацето-карминовой окраске, так как считают, что она наилучшим образом выявляет тонкую структуру ядра и хромосом.

Тандон и Кепур (Tandon, Kapoor, 1962), опубликовавшие серию работ по цитологии эндосперма различных покрытосеменных растений, использовали следующую методику: из семяпочек, фиксированных в смеси спирт-уксусная кислота (3 : 1) или, по Карнуа (6 : 3 : 1), в воде, извлекали эндосперм, который затем окрашивали холодным ацето-кармином и раздавливали. Препарат делали постоянным, используя серию растворов ледяной уксусной кислоты и бутилового спирта. Для получения хороших метафаз ядер эндосперма авторы рекомендуют предфиксационную обработку семяпочек α- монобромнафталином (насыщенный раствор на 2 часа) или 8-гидрооксихинолином (0.002 М раствор на 3 часа).

Перечисленные методики, однако, в большей степени пригодны для цитокариологических исследований, чем для эмбриологических, поскольку они связаны с нарушением общей топографии ткани (в результате раздавливания). В связи с этим мы посчитали целесообразным описать метод приготовления тотальных препаратов вычлененного эндосперма, разработанный нами под руководством проф. И. Д. Романова в лаборатории Всесоюзного института растениеводства. Метод был применен сначала при изучении эндосперма нуклеарного типа различных представителей подсем. *Lilioideae — Tulipa, Erythronium, Gagea, Lilium, Fritillaria, Cardiocrinum* (Петрова, 1968), а затем успешно использован в той же лаборатории для исследования эндосперма бобов, лука и пшеницы.

Фиксация. Отдельные семяпочки, извлеченные из завязи, фиксировали 24 часа по Навашину (10 : 4 : 1), смесью ФУС—формалин—уксусная кислота—спирт (3 : 1 : 6), 10%-м нейтральным формалином и 3 часа в смеси спирт—уксусная кислота (3 : 1). В процессе работы выяснилось, что в качестве фиксаторов для целей вычленения нуклеарного эндосперма подходят только смеси, содержащие формалин. Из семяпочек, фиксированных смесью спирт—уксусная кислота, не удавалось вычленить эндосперм на стадии свободных ядер, так как он оказывался прочно скрепленным с внутренним интегументом семяпочки или с нуцеллусом и при извлечении рвался. Этот фиксатор в предлагаемой методике может быть применен только при изучении клеточной стадии эндосперма.

Вычленение эндосперма. Прежде чем приступить к вычленению эндосперма и зародыша необходимо детально изучить топографию всех частей семяпочки. Для этого мы просветляли фиксированные семяпочки 10%-м раствором KOH в 70° спирте, или ксилолом с предварительным обезвоживанием в спиртах возрастающей концентрации.

Успешность операции по вычленению в значительной степени зависит от качества применяемого инструмента. Наиболее удобными оказались хирургические плоские и глазные иглы, заточенные нами наподобие обоюдоострого скальпеля.

Фиксированные семяпочки помещали в дистиллированную воду в чашку Петри. Пользуясь бинокулярной лупой МБС-1 при 16- или 32-кратком увеличении, в отраженном свете, препаровальными иглами удаляли покровы семяпочки. При этом одной иглой придерживали семяпочку за массивную халазальную часть, а второй иглой подрезали и отворачивали оба интегумента одновременно. Далее осторожно извлекали эндосперм с зародышем, т. е. зародышевый мешок. Извлеченные таким образом зародышевые мешки собирали в бюкс с водой.

Окраска и приготовление препарата. В зависимости от цели работы и квалификации исследователя последовательность выполнения операций при окраске материала и приготовлении препарата может быть различной.

1. Целые зародышевые мешки окрашивали, по Фёльгену (гидролиз 20 минут в 1N HCl при t 60° или в 50% HCl при комнатной t) с подкраской цитоплазмы спиртовыми растворами оранжевого Ж или лихтгрюна; гематоксилином, по Эрлиху (прогрессивным методом в растворе красителя слабой концентрации), и метиловым зеленым—пиронином, с той же последовательностью всех операций, которая принята при окраске обычных микротомных препаратов. Окраску проводили на часовых стеклах или в маленьких бюксах, перенося материал из раствора в раствор плоской препаровальной иглой или тонкой кисточкой. Окрашенные зародышевые мешки (см. рисунок, *б*, *в*), проведенные последовательно через этиловые спирты 70°, 96°, бутиловый до ксилола, переносили по нескольку штук в каплю бальзама на предметное стекло, ориентировали их под бинокулярной лупой и накрывали покровным стеклом. Приготовленный таким образом препарат позволяет исследовать в целом виде эндосперм и зародыш преимущественно на ранних стадиях развития семени. а в случае плоских семяпочек (*Tulipa*, *Lilium*, *Fritillaria*) и на более поздних стадиях, близких к зрелости семени.

2. Целые окрашенные зародышевые мешки с однослойным свободноядерным или клеточным эндоспермом переводили в 70° спирт и в нем препарировали — разрезали вдоль на две равные половины, на одной из которых оставался зародыш. Для этого лезвием препаровальной иглы отсекали небольшой участок ткани эндосперма, в образовавшееся отверстие вводили иглу в полость зародышевого мешка и далее резали ею ткань эндосперма в нужном направлении, используя вторую иглу в качестве упора для лезвия. Препарировали в спирте, а не в воде, так как после гидролиза в соляной кислоте ткань эндосперма сильно размягчается, а спирт делает ее более упругой. Полученные «пленки» эндосперма подкрашивали спиртовыми растворами оранжевого Ж или лихтгрюна (в случае окраски ядер по Фёльгену), проводили далее через бутиловый спирт в ксилол и заключали в бальзам. Для получения плоских препаратов, позволяющих фотографировать значительные участки ткани эндосперма (*г*, *д*), под одно покровное стекло, специально для этой цели отобранное, помещали в центр только одну пленку. Препараты тонких эндоспермальных пленок как ядерного, так и клеточного эндосперма полностью сохраняют топографию и морфологию структур этой ткани и удобны для различных цитокариологических исследований, в том числе для цитохимии и фотометрирования.

3. Вычлененный эндосперм под бинокулярной лупой в проходящем свете разрезали в чашке Петри с водой на две половины таким же образом, как это описано в пункте 2. С наружной стороны каждой из этих половин обязательно удаляли тонкую, едва заметную в лупу клеточную оболочку центральной клетки зародышевого мешка, которая, по-видимому, сохраняется в период развития эндосперма и мешает изготовлению плоского препарата. Полученные эндоспермальные пленки переносили пипеткой на альбуминизированное предметное стекло и тщательно расправляли иголками, после чего воду оттягивали. Естественно, что пленка эндосперма никогда не бывает плоской, что обусловлено сложной формой зародышевого мешка, поэтому ее края следует надрезать в нескольких местах, после чего вновь расправить. Хорошее соприкосновение пленки с поверхностью стекла обеспечит получение плоского препарата (см. рисунок, *а*). Приготовленные препараты подсушивали в термостате при температуре 37° в течение двух-трех суток и затем окрашивали как обычные микротомные препараты, используя при этом различные красители. Приклеенные белком пленки эндосперма очень прочно держатся на стекле, не отклеиваясь даже в кипящей трихлоруксусной кислоте при окраске прочным зеленым на гистон. Последний способ приготовления препаратов наиболее простой, однако он требует умения выбирать нужный для исследования, а следовательно и для приготовления препарата материал среди неокрашенных зародышевых мешков. Возможность получения двух идентичных препаратов из одного и того же зародышевого мешка исключительно удобна для постановки сравнительных цитохимических исследований.

Предлагаемый метод приготовления тотальных эмбриологических препаратов нуклеарного эндосперма прост в использовании и позволяет: 1) сохранить прижизненную морфологию эндосперма и зародыша и наблюдать их в целом виде, избежав артефактов и повреждений, возникающих при парафиновой проводке, резке и раздавливании; 2) быстро исследовать большое количество материала и провести в связи с этим статистическую обработку изучаемого явления, что особенно важно при установлении влияния различных факторов (физических, биологических, генетических) на ход эмбриональных процессов, полиэмбрионии и т. д.; 3) проводить различные цитокариологические и сравнительные цитохимические исследования.

Поскольку применение предложенного нами метода ограничено ранними стадиями развития нуклеарного эндосперма, он может быть рекомендован только как дополнение к уже известным методикам. При изучении всего периода развития эндосперма как нуклеарного, так и клеточного целесообразно применять различные методы, в том числе микротомный и давленых препаратов, дающий хорошие результаты на клеточном эндосперме.

ЛИТЕРАТУРА

Петрова Т. Ф. (1968). Цитоэмбриологические исследования *Lilioideae*. Автореф. канд. диссерт. — Brock R. D. (1954). Spontaneous chromosome breakage in *Lilium* endosperm. Ann. Bot., 18. — Brock R. D. (1955). Chromosome balance and endosperm failure in *Hyacinthus*. Heredity, 9. — Enzenberg U. (1961). Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Österr. Bot. Zeitschr., 108, 3. — Erbrich P. (1965). Über Endopolyploidie und Kernstrukturen in Endospermhaustorien. Österr. Bot. Zeitschr., 112, 3. — Geitler L. (1955). Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. Österr. Bot. Zeitschr., 102, 4—5. — La Cour L. F. a. A. Rutishauser. (1954). *X*-ray breakage experiments with endosperm. 1. Subchromatid breakage. Chromosoma, 6, 8. — Rutishauser A. a. H. R. Hunzkier. (1950). Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. Arch. Julius Klaus Stift., 25. — Tandon S. L. a. B. M. Kapoor. (1962). Contribution to the cytology of endosperm in some Angiosperms. 1. *Zephyranthes ajax*. Caryologia, 15. — Tschermak-Woess E. (1957). Über das regelmässige Auftreten von «Riesenchromosomen» im Chalazahaustorium von *Rhinanthus*. Chromosoma, 8.

(Получено 12 I 1970).

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

УДК 582.02/.07 : 581.462 : 582.757

СООБЩЕНИЯ

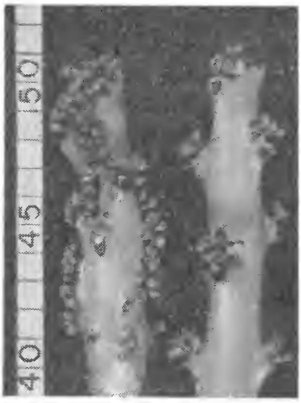
Д. Н. Сен

О НОВОМ СТИМУЛЕ К ОБРАЗОВАНИЮ СОЦВЕТИЙ У *EUPHORBIA CADUCIFOLIA* HAINES

DAVID N. SEN. A NOVEL IMPACT ON INFLORESCENCE INITIATIONS IN *EUPHORBIA CADUCIFOLIA* HAINES

С 1 рисунком

В последние годы проводилось экспериментальное изучение морфогенеза листа у самых различных растений (Saha, 1965). Так были исследованы морфогенетические потенции маргинальных меристем листа *Dryopteris aristata;* повреждая апексы у оснований листовых зачатков Сноу (Snow a. Snow, 1947) сообщили, что при легких надрезах верхушек стебля *Euphorbia lathyrus*, сделанных в любом направлении, края надрезов раздвигались, образуя щель; такие надрезы не оказывали никакого воздействия на последующий морфогенез.



Euphorbia caducifolia Haines.

Слева — экземпляр с многочисленными соцветиями на стебле, возникшими в результате его повреждения надрезами; *справа* — неповрежденный экземпляр.

При экологических исследованиях *Euphorbia caducifolia* нами были обнаружены случаи наружного повреждения верхушки листообразного стебля (протяженность повреждений составляла приблизительно 10—12 см). Эти травмы приводили к формированию цветочных почек.

E. caducifolia большую часть года стоит без листьев, растение цветет один раз в году, начиная с середины января. Обычно в каждом узле в пазухе двух прилистников, имеющих вид колючек и являющихся единственными остатками рано опадающего листа, возникает много циациев (Sen, 1968). Возобновление роста верхушки стебля и появление листьев происходит одновременно; в свою очередь появление листьев связано с цветением, наступающим в конце вегетационного сезона.

Исходя из этих наблюдений, мы повреждали стебель, делая надрез от верхушки к его основанию, не совсем точно по прямой линии. При таком повреждении (см. рисунок) щель в стебле не возникала. Раневая поверхность, по-видимому, сразу же заполнялась млечным соком. На рисунке видно, что даже самое маленькое повреждение приводило к развитию нескольких зачатков цветковых почек. В других случаях по всей длине поврежденного участка образовывалось много циациев. На рисунке слева виден экземпляр с надрезами, а справа — неповрежденный экземпляр того же растения.

Из наших наблюдений и опытов можно сделать следующие заключения.

1. Легкие продольные надрезы (повреждения) приводили к повышенному образованию цветообразующих веществ; в то же время глубокие порезы не имели значительного влияния на морфогенетическую деятельность.

2. По сравнению с неповрежденными растениями, в надрезанной верхушке стебля изменялся (нарушался) порядок образования и раскрывания цветков.

3. На неповрежденном стебле соцветия формируются только в узлах, в пазухах прилистников. При травме, на протяжении всей поврежденной части происходит образование многочисленнных участков меристем, способных давать начало соцветиям.

4. Если существует флориген (цветообразующий фактор), то он должен накапливаться по всей раневой поверхности, приводя, таким образом, к образованию многочисленных соцветий. Это заключение подтверждается тем, что в природе цветут лишь те растения, которые имели листья в данном вегетационном сезоне.

ЛИТЕРАТУРА

Saha B. (1965). Effects of different treatments on fern leaves. Ind. Journ. Exp. Biol., 3:34—41. — Sen D. N. (1968). Leafless *Euphorbia* on Rajasthan rocks, India. I. Ecological life-history. Folia Geobot. Phytotax., 3:1—15. — Snow M. a. R. Snow. (1947). On the determination of leaves. New Phytol., 46:5—19.

Университет в Джодпуре,
отдел ботаники,
Раджастан. Индия.

(Получено 7 V 1970).

УДК 575.2 : 581.44 : 582.524.1

А. С. Иваненко

О ПРИМЕНЕНИИ ЗАКОНА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В ТЕРАТОЛОГИИ

С 3 рисунками

A. S. IVANENKO. ON THE APPLICATION OF VAVILOV'S LAW OF HOMOLOGICAL SERIES TO TERATOLOGY

В работе изложены результаты наблюдений над аномальной изменчивостью у растений семейства злаков, имеющих соцветие сложный колос. У них наблюдается однотипная тератологическая изменчивость, которую можно представить в виде таких же рядов, как и нормальную изменчивость этих же растений. Это подтверждает возможность применения закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в тератологии.

Н. И. Вавилов (1966) указал, что «виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов». Обосновывая этот вывод многочисленными примерами нормальной изменчивости растений, он отметил также, что «сопоставление тератологических явлений у разных родов, семейств определенно обнаруживает тенденцию изменчивости у самых разнообразных видов».

Пенциг (Penzig, 1922) отметил, что у ряда родов или видов наблюдаются сходные аномалии. Так, он указывает, что аномалии колосьев у ячменя аналогичны таковым у ржи и пшеницы (том III:470).

Ал. А. Федоров (1958, 1968) на основе анализа аномалий растений разных систематических групп пришел к следующему выводу: «Различные типы аномалий, возникающих у растений под влиянием разнообразных причин, хорошо укладываются в параллельные ряды изменчивости признаков и составляют непосредственное продолжение этих рядов. Чем ближе в систематическом отношении растения, тем больше сходных аномалий у них наблюдается».

В настоящей работе излагаются результаты наших наблюдений в окрестностях г. Тюмени над аномальной изменчивостью у растений.

Мы не раз наблюдали обильное образование однотипных аномалий колосьев у культурных и диких видов семейства злаков: мягкой пшеницы, пырея ползучего, райграса пастбищного, житняка ширококолосого. Колосья растений этих видов имели на уступе стержня по два (иногда даже по три) колоска вместо обычного одного. В отдельные годы (1968 и 1969) и в некоторых местах наблюдалось массовое образование аномалий такого типа. Например, порой они встречались почти во всех зарослях пырея ползучего. В коллекционном питомнике многолетних трав обнаружены такие аномалии у житняка ширококолосого и райграса пастбищного, а также у мягкой пшеницы сорта Диамант в производственных посевах (рис. 1).

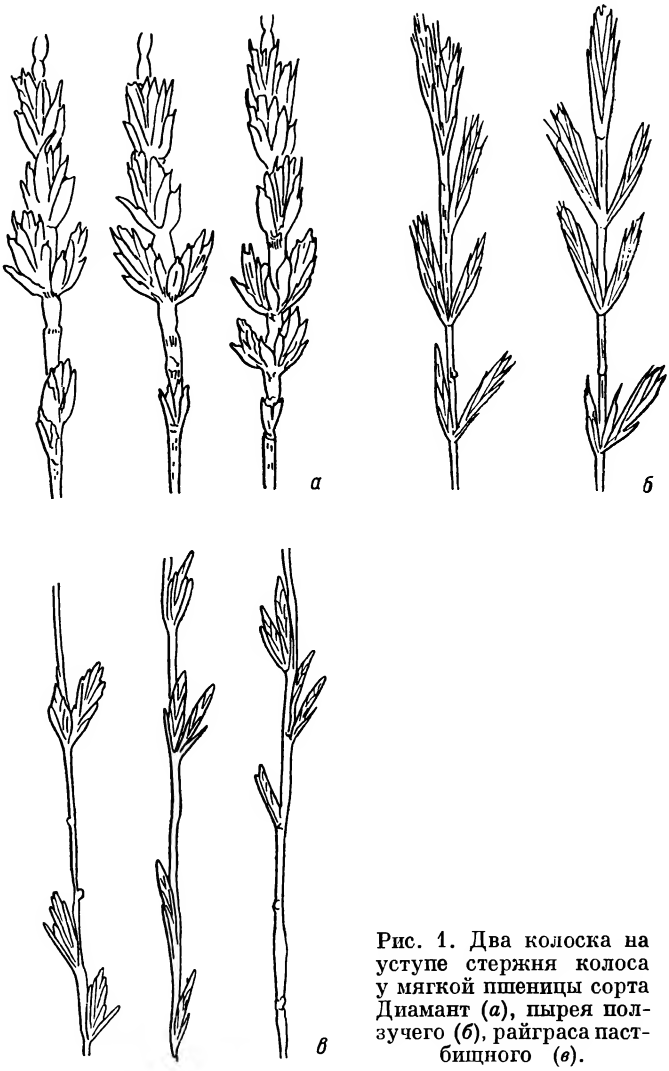


Рис. 1. Два колоска на уступе стержня колоса у мягкой пшеницы сорта Диамант (*а*), пырея ползучего (*б*), райграса пастбищного (*в*).

Образование двух-трех колосков на уступе стержня ряда злаков, в том числе и у пшеницы, отмечено в работах Пенцига (1922), Е. Баруллиной (1921 г.). Она указывает, что Кёрнике (Körnicke, 1885 г.) и Персиваль (Percival, 1921 г.) также находили подобные аномалии у пшеницы.

Кёрнике даже отмечал частичное наследование этого признака. Наши наблюдения подтверждают это. В условиях г. Тюмени озимая мягкая пшеница сорта Безостая 1 зимует очень плохо, а колосья уцелевших растений имеют почти на каждом уступе стержня по два колоска, расположенных друг над другом; часть их недоразвита и бесплодна, часть же развита нормально и в них образуются зерновки. Проведя скрещивание ярового сорта мягкой пшеницы Скала с озимым сортом Безостая 1, мы во втором поколении получили довольно большое количество растений ярового типа, которые имели колосья, очень похожие на колосья Безостой 1. Они имели отмеченные выше аномалии, но не столь сильно выраженные, как у родительского (отцовского) сорта.

Дальнейшие поиски в зарослях диких злаков и в посевах культурных злаков показали, что у ряда видов со сходным строением соцветия (сложный колос) наблюдается образование ветвистых колосьев и двойных колосьев; обнаружены также случаи мутовчатого расположения колосков в колосе, когда нарушается последовательное расположение колосков на различных сторонах колоса и колоски располагаются на одном двустороннем уступе стержня друг против друга (рис. 2).

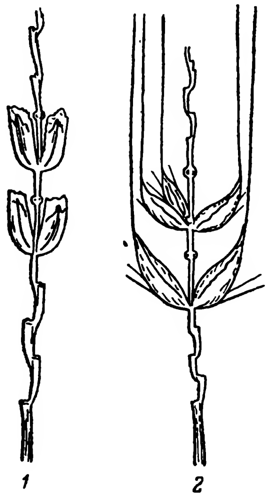


Рис. 2. Мутовки колосков у мягкой пшеницы сорта Лютесценс 758 (*1*) и ячменя двурядного сорта Винер (*2*) (схема).

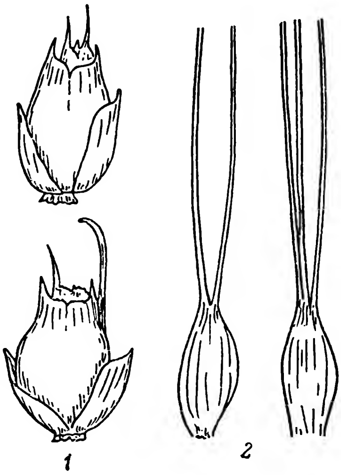


Рис. 3. Срастание цветковых чешуй у мягкой пшеницы сорта Скала (*1*) и ячменя двурядного сорта Винер (*2*).

При проращивании семян пшеницы, ячменя, овса и озимой ржи выявлены случаи полиэмбрионии, когда в зерновке было два зародыша; из них развились два самостоятельных проростка с собственными колеоптиле и корневыми системами.

Интересно, что однотипные аномалии в строении колосьев мягкой пшеницы и ячменя двурядного возникают не только под влиянием неизвестных еще факторов среды, но и при опрыскивании растений гербицидами. В 1963—1968 гг. в посевах этих культур при опрыскивании их в фазу кущения раствором натриевой соли 2,4-Д с добавкой сульфата аммония на побегах кущения происходило ветвление колосьев, срастание нижних, а часто и верхних цветковых чешуй. В результате у пшеницы возникала одна широкая чешуя с двумя зубцами, а у ячменя — с двумя-тремя остями (рис. 3). Эти и другие аномалии были описаны нами ранее (Иваненко, 1965, 1968).

Таким образом, литературные данные и наши наблюдения показывают, что у ряда злаков, имеющих соцветие в виде сложного колоса, наблюдаются однотипные аномалии. У названных родов и видов злаков на-

Ряды тератологической изменчивости у колосовых злаков
(составлены по данным О. Пенцига, Н. И. Вавилова, И. Г. Строна и А. С. Иваненко)

Вид и форма	Двойной колос	Ветвистый колос	Мутовки колосков в колосе	Два-три колоска на уступе стержня	Полиэмбриония
Пшеница мягкая *Triticum vulgare* L.	+	+	+	+	+
Ячмень двурядный *Hordeum sativum* ssp. *distichum* var. *nutans* .	+	+	+	+	+
Рожь озимая *Secale cereale* L. . . .	+	+	—	+	+
Пырей ползучий *Agropyrum repens* L.	+	+	+	+	—
Райграс пастбищный *Lolium perenne* L.	+	+	+	+	—
Житняк ширококолосый *Agropyrum pectiniforme* Roem. et. Schult.	—	—	+	+	—

Примечание. Знак + означает наличие данного признака.

блюдаются почти полные ряды тератологической изменчивости, аналогичные рядам нормальной изменчивости (см. таблицу).

Эти примеры образования однотипных аномалий в естественных условиях и под влиянием определенных воздействий подтверждают высказывавшиеся ранее положения о возможности применения закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в тератологии.

ЛИТЕРАТУРА

Барулина Е. (1921). Опыт систематического изучения расового состава в пределах одной разновидности мягкой пшеницы (*Triticum vulgare* var. *ferrugineum* L.). Тр. по прикл. бот. и селекц., 13, 1. — Вавилов Н. И. (1966). Избр. соч. — Иваненко А. С. (1965). Аномальное развитие генеративных органов злаковых растений при совместном применении натриевой соли 2,4-Д и сульфата аммония. Вестник с.-х. науки, 11. — Иваненко А. С. (1968). Действие и последействие натриевой соли 2,4-Д на пшеницу. Химия в сельск. хоз., 4. — Строна И. Г. (1966). Общее семеноведение полевых культур. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. 10-е Комаровск. чтение. — Федоров Ал. А. (1968). Тератология и закон гомологических рядов Н. И. Вавилова. Бот. журн., 53, 4. — Penzig O. (1922). Pflanzen-Teratologie, I—III, 2-е изд.

Тюменский сельскохозяйственный институт. (Получено 26 II 1969).

УДК 551.351 551.453 : 93/99 : 581.9

Ю. С. Григорьев, Л. М. Разумова

К ВОПРОСУ О ГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ ФЛОРЫ ЛИТОРАЛЕЙ И ФЛОРЫ ПУСТЫНЬ

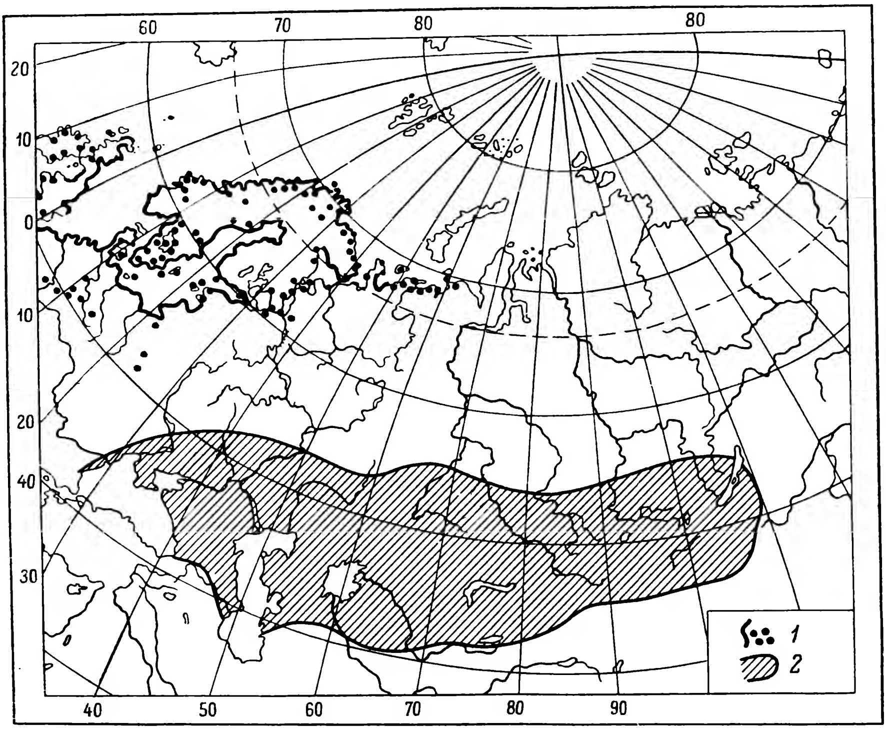
U. S. GRIGORYEV AND L. M. RAZUMOVA. ON THE PROBLEM OF THE GENETIC AFFINITIES OF THE LITTORAL FLORA AND THE DESERT FLORA

Ксероморфный многолетний злак *Elymus racemosus* Lam., являющийся пионером закрепления подвижных песков, широко распространен в северных пустынях и отчасти в степной зоне Евразии. Он отличается большим полиморфизмом, причем некоторые его разновидности весьма сходны с *E. arenarius* L., который обитает на приморских песках Северо-Западной Европы. Вероятно, в ксеротермический послеледниковый период пустынный *E. racemosus* мог расселиться далеко на север в пределы современной лесной зоны, где и произошло обособление его приморской расы, называемой *E. arenarius*.

Богатство и своеобразие флоры песчаных пустынь Казахстана и Средней Азии обращало на себя внимание многих исследователей. Но вопрос о происхождении этой флоры нельзя считать хорошо разработанным.

По мнению М. Г. Попова (1940), данная флора является достаточно древней. Формирование ее началось, вероятно, еще в палеогене, причем многие слагающие ее виды произошли от видов каменистой пустыни гамады. Б. А. Быков (1968) возражает Попову. Он полагает, что флору гамады нельзя считать основным источником возникновения пустынных псаммофитов, что таким источником была саванновая или саванноидная растительность, существовавшая в Средней Азии в третичный период.

В то же время оба названных автора согласны в том, что некоторые псаммофиты генетически связаны не с гамадами или саваннами, а с флорой литоралей и приморских дюн. В качестве характерного примера они приводят *Elymus* (*Leymus*) *racemosus* Lam. (=*E. giganteus* Vahl) — типичный псаммофит континентальных пустынь, который, вероятно, произошел от *Elymus arenarius* L., населяющего приморские дюны Северо-Западной Европы. Такая трактовка генетических связей двух видов *Elymus* в общем соответствует представлениям М. М. Ильина (1947), который считал, что флора морских побережий является важным источником формирования флоры пустынь.



Ареалы *Elymus arenarius* L. (*1*, ориг.) и *E. racemosus* Lam. (*2*) (по Б. В. Зайцеву, с исправлениями).

Несмотря на то что в настоящее время *E. arenarius* и *E. racemosus* географически совершенно разобщены (см. рисунок), их теснейшее родство не вызывает сомнений. Это крупные (50—120 см высоты) многолетние злаки с довольно широкими (0.5—1.5 см ширины) плоскими листьями, с глубокой мощной системой корневищ и корней. Оба они обитают только на песках, являются пионерами закрепления подвижных песчаных дюн и барханов.

Ареал *E. arenarius* протягивается неширокой полосой вдоль морских побережий всей Северо-Западной Европы от Франции до Новой Земли. Кроме того, данный вид кое-где встречается и вдали от морских побережий — на песках по берегам рек и крупных озер. Но в пределах намеченного все же довольно обширного ареала вид остается весьма однотипным, не образует каких-либо рас или разновидностей.

Колосья *E. arenarius* вверх торчащие, густые, 15—25 см длины и примерно одинаковой по всей длине толщины — (1) 1.5—2.5 (3) см. Колоски 2—2.5 см длины, вверх прижатые, сидят на оси колоса группами по 2, реже по 3, на верхушке колоса по одному. Нижняя цветковая чешуя мягко волосистая по всей длине. Стебель под колосом голый.

Ареал *E. racemosus* занимает весьма обширную территорию в пределах степной и главным образом пустынной зоны. Он простирается от западного побережья Черного моря до Забайкалья с запада на восток и от Северного Казахстана примерно до сороковой параллели с севера на юг. Причем на этой обширной территории вид представлен не одной, а несколькими разновидностями или расами. В противоположность *E. arenarius* данный вид весьма полиморфен. Но полиморфизм *E. racemosus* изучен еще недостаточно, в связи с чем единого мнения об объеме вида и природе его изменчивости до настоящего времени нет.

Колосья *E. racemosus*, как и у *E. arenarius*, вверх торчащие, густые. 15—35 см длины. Но форма колосьев, размеры и расположение колосков, опушенность нижних цветковых чешуй и другие признаки варьируют в довольно широких пределах. Изучение гербарных и литературных материалов, а также некоторые наблюдения в природе в песках Большие Барсуки (Казахстан) позволило нам наметить 6 разновидностей *E. racemosus,* разграниченных нечетко, связанных друг с другом постепенными переходами.

Эти разновидности можно объединить в 2 группы: 1) с конусовидным колосом и колосками, собранными на его оси по 4—6 (9); 2) с более или менее цилиндрическим колосом и колосками, собранными на его оси по 2—3 (4).

К первой группе относится разновидность, описанная в большинстве «флор» и определителей в качестве основной или даже единственной (ее, видимо, нужно называть var. *pyramidatus* Grossh. Гроссгейм, 1939). Она распространена преимущественно в прикаспийских и приаральских песках. Эта разновидность очень хорошо отличается от *E. arenarius* более мощным колосом. В нижней его части колоски сидят группами не по 2—3, а по 4—6 (9) и сильно отклонены от оси колоса, располагаясь почти горизонтально. К середине и верхушке колоса число их в группах уменьшается и они прилегают к оси. В связи с этим колос к верхушке постепенно суживается и имеет в общем конусовидную форму. Нижняя цветковая чешуя густо опушена только в нижней части, а не целиком, как у *E. arenarius*. Колоски мельче, чем у *E. arenarius*. Стебель под колосом покрыт густым, хорошо заметным даже невооруженным глазом мохнатым опушением, тогда как у *E. arenarius* он совершенно голый. Но есть одна разновидность *E. racemosus*, по совокупности признаков очень похожая на var. *pyramidatus*, которая отличается от нее только голым стеблем и приближается в этом отношении к *E. arenarius*. Распространена данная разновидность преимущественно в восточной части ареала вида, особенно в Монголии.

Ко второй группе относятся разновидности: var. *cylindraceus* Roshev., var. *longiglumis* Roshev., var. *sabulosus* (M. B.) C. A. Mey. (= *E. sabulosus* M. B.) и некоторые другие (Рожевиц, 1928; Гроссгейм, 1939). Они распространены преимущественно в европейской части ареала, но некоторые встречаются и в азиатских песках. Помимо цилиндрической формы колоса и меньшего (2—4) количества колосков в группе, разновидности эти характеризуются голым под колосом стеблем. Опушение нижней цветковой чешуи развито в различной степени, оно покрывает от 1/2 до 3/4 поверхности чешуи.

В общем все эти разновидности, хотя и связаны некоторыми переходами с разновидностями первой группы (переходное положение занимает, в частности, var. *sabulosus*), но в ряде случаев отличаются от них достаточно резко, гораздо резче, чем от приморского *E. arenarius*. Особенно сходна с *E. arenarius* разновидность второй группы, названная нами *E. racemosus* var. *australis*. Она отличается от *E. arenarius* лишь несколько более мелкими колосками и неопушенной верхушкой нижней цветковой чешуи.

Теснейшее родство *E. arenarius* и *E. racemosus* обращало на себя внимание исследователей уже не раз. П. Н. Крылов (1928) предлагал объединить эти два вида в один под приоритетным названием *E. arenarius* и различать в его пределах всего три разновидности: var. *typicus* Kryl., var. *sabulosus* (M. B.) C. A. Mey. и var. *giganteus* (Vahl) Schmalh.

В связи с тесным родством виды эти весьма сходны друг с другом по некоторым существенным экологическим особенностям. Как уже отмечалось, оба они типичные псаммофиты — пионеры закрепления песков. В 1952 г. семена *E. racemosus* var. *pyramidatus* с прикаспийских песков были высеяны на дюнных песках Куршской косы в Калининградской области (Гаель и др., 1959). К настоящему времени данная разновидность полностью натурализовалась, участвуя в закреплении песков вместе с местным *E. arenarius* (Ниценко, 1968). Пересаженный ранней весной 1969 г. с северо-восточного побережья Финского залива *E. arenarius* хорошо прижился в песках Большие Барсуки (пустынная зона Казахстана). Цветение *E. arenarius* и местного *E. racemosus* происходило здесь в одни и те же сроки.

Вместе с тем необходимо отметить, что в песчаных массивах пустынной зоны *E. racemosus* растет обычно не во влажных низинах, а по сухим склонам и вершинам песчаных бугров и барханов, причем вегетирует в течение всего лета, переживая весь подчас весьма длительный период летней жары и засухи. Это свидетельствует о хорошей приспособленности *E. racemosus* к перенесению засухи, о том, что данный вид следует считать достаточно типичным ксерофитом. Но к числу ксерофитов, видимо, нужно отнести и *E. arenarius*, связанный с *E. racemosus* самым тесным родством.

В связи со всем сказанным мы выражаем сомнение в том, что пустынный ксерофит *E. racemosus* произошел от *E. arenarius* — вида, обитающего в условиях весьма влажного и умеренного климата морских побережий Северо-Западной Европы. Нам представляется более вероятным, что *E. racemosus* — аборигенный, весьма полиморфный вид пустынной зоны, который в ксеротермическую послеледниковую эпоху мог мигрировать на север в пределы современной лесной зоны, где и обособилась одна из рас (или разновидностей) данного вида, называемая *E. arenarius*.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1968). О происхождении песчаной растительности Средней Азии и Казахстана. Проблемы освоения пустынь, 1. — Гаель А. Г., М. С. Даустас, В. В. Лукошюс. (1959). Актуальные вопросы закрепления песков Куршской косы. Лесн. хоз., 6. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, 1. — Зайцев Б. В. (1967). Анатомо-морфологические особенности некоторых представителей элимоидных родов как материал для их интродукции. В Сб.: Полезные растения природной флоры Сибири. — Ильин М. М. (1947). Флора литоралей и пустынь в их взаимоотношениях. Сов. бот. 15, 5. — Крылов П. Н. (1928). Флора Западной Сибири, II. — Ниценко А. А. (1968). Наблюдения над зарастанием песков Куршской косы. Вестн. Ленингр. унив., 21. — Попов М. Г. (1940). Растительность Казахстана. — Рожевиц Р. Ю. (1928). Злаки. Флора юго-востока европейской части СССР, II.

Ленинградский педагогический институт
им. А. И. Герцена.

(Получено 10 II 1970).

УДК 576.312.37 : 582 : 001.4 : 582.893

В. М. Виноградова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *GRAMMOSCIADIUM* DC., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В АРМЕНИИ (*APIACEAE—APIOIDEAE*).

С 2 рисунками

V. M. VINOGRADOVA. A KARYOSYSTEMATIC INVESTIGATION OF THE SPECIES OF *GRAMMOSCIADIUM* DC. INDIGENOUS TO ARMENIA (*APIACEAE—APIOIDEAE*)

Впервые установлены числа и изучена морфология хромосом у двух видов рода *Grammosciadium* DC. — *G. daucoides* DC. и *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn., произрастающих в Армении. Оба вида имеют одно и то же соматическое число ($2n=20$), но кариотипы этих видов не идентичны, так как различаются длиной аналогичных хромосом и общей длиной набора. Данные о кариотипе этих видов не противоречат ранее сделанным нами выводам о том, что все виды *Grammosciadium* DC. образуют естественную группу и могут быть объединены в один род.

Grammosciadium, небольшой эндемичный переднеазиатский род, насчитывает 7 видов и одну разновидность (Тамамшян и Виноградова, 1969). Данные о географическом распространении *Grammosciadium* (Виноградова, 1970) говорят о стенотопности его видов. Ареал рода ограничен хребтами восточной Анатолии, северной Сирии, Ирака, Ирана и южного Закавказья.

В советской Армении произрастают только 2 вида этого рода — *G. daucoides* DC. и *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn., которые и явились объектом наших кариосистематических исследований. До сих пор не было данных по кариологии рода *Grammosciadium*.

Изучение хромосомных чисел у различных представителей сем. Зонтичных было начато давно, и интерес к этим исследованиям не ослабевает (Тамамшян, 1933; Bell a. Constance, 1957, 1960, 1966; Соколовская, 1960, 1966; Пименов и Ярыгина, 1967).

Род *Grammosciadium* является объектом нашего изучения на протяжении ряда лет. Сравнительно-анатомический анализ плодов всех видов рода был предпринят в первую очередь (Тамамшян и Виноградова, 1969), так как признаки плода являются наиболее важным критерием в систематике зонтичных.

На основе строения плода нами (Tamamschian a. Vinogradova, 1969) была составлена система рода *Grammosciadium*, в которой род разделен на 2 подрода — *Grammosciadium* и *Caropodium.* Один из этих подродов — *Caropodium* выделялся Б. М. Козо-Полянским (1915) и Б. К. Шишкиным (1923) в качестве самостоятельного рода на основании наличия крылатых боковых ребер плода.

В Закавказье встречаются представители обоих подродов — *G. daucoides* и *G. platycarpum.* Они хорошо различаются по морфолого-анатомическим признакам плодов. У плодов *G. daucoides* зубцы чашечки хорошо развиты, все ребра одинаковые и в ложбинках отсутствует механическая ткань; плоды *G. platycarpum* — со слабо развитыми чашечными зубцами, крылатыми боковыми ребрами и механической тканью в ложбинках.

Представителей обоих подродов было интересно сравнить и изучить всесторонне, потому мы и предприняли их кариологическое исследование. Перед нами стояла задача не только определить число хромосом у *G. daucoides* и *G. platycarpum*, но изучить их морфологию, так как рядом исследований доказано, что кариотип является ценным таксономическим признаком наряду с признаками морфологическими и анатомическими.

Материал и методы исследования

Материал для кариологических исследований (плоды видов *G. daucoides* и *G. platycarpum*) был собран в Армении летом 1965 и 1967 гг. Образцы этих видов хранятся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Плодики *G. daucoides* и *G. platycarpum* проращивались в оранжерее в горшках с песком при температуре 7—10°. Через 1.5—2 месяца после посадки (обычно в марте—апреле) плоды прорастали. Кончики корней проростков длиною 1—3 см фиксировались в хромацетоформоле по С. Г. Навашину; постоянные препараты поперечных срезов кончиков корней толщиной 8—10 мк, окрашенные железным гематоксилином по Гайденгайну, были приготовлены обычным способом.

Хромосомы исследовались нами на метафазных пластинках кончиков корней. У каждого вида было просмотрено по 8 метафазных пластинок. Хромосомы у видов *G. daucoides* и *G. platycarpum* довольно мелкие — 2.4—4.65 мк длины и 0.45—0.6 мк ширины. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1 при увеличении 2700.

Результаты исследования

Grammosciadium daucoides DC. 2n = 20.

Многолетнее травянистое растение, 30—70 см высоты, с трижды перисторассеченными на тонкие шиловидные дольки листьями. Зонтиков 1—10, с 5—12 гладкими торчащими вверх лучами. Обертка и оберточка многолистные из перисторассеченных на шиловидные дольки листочков. Лепестки белые, с загнутой внутрь долькой; в центре лепестка находится округлое секреторное вместилище. Плоды цилиндрические, 7—11 мм длины и 1.2—1.5 мм ширины, с одинаковыми выступающими ребрами.

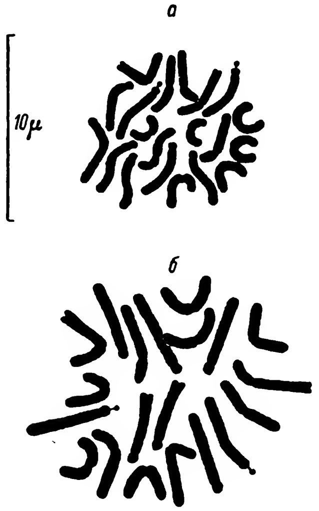


Рис. 1. Метафазные пластинки видов рода *Grammosciadium* DC.

а — *G. daucoides* DC., 2n = 20; *б* — *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn., 2n = 20.

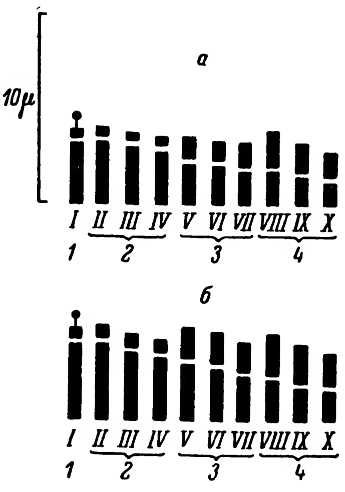

10μ
а
I II III IV V VI VII VIII IX X
1 2 3 4
б
I II III IV V VI VII VIII IX X
1 2 3 4

Рис. 2. Кариограммы хромосомных наборов видов рода *Grammosciadium* DC.

а — *G. daucoides* DC.; *б* — *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn.

Образец: Армянская ССР, гора Арагац 2200 м, Нор-Амберт (Коша-Булах) 9 VIII 1965. Собрали: В. Виноградова и П. Гамбарян (LE).

Хромосомы различаются по морфологическим признакам. На рис. 1, *а* изображена метафазная пластинка вида *G. daucoides*. В гаплоидном наборе прослеживаются 4 типа хромосом: *I* — акроцентрическая хромосома со спутником; спутник малого размера, шаровидный, часто слабо заметен или притянут к головке хромосомы; величина спутника при измерениях не учитывается: *II*, *III*, *IV* — акроцентрические хромосомы, *V*, *VI*, *VII* — субметацентрические хромосомы и *VIII*, *IX*, *X* — метацентрические хромосомы (рис. 2, *а*). В таблице приведены данные о средней длине плеч хромосом, общей длине и отношению плеч хромосом гаплоидного набора (вычисления сделаны на основе измерений хромосом 8 метафазных пластинок вида *G. daucoides)*. Общая длина набора хромосом — 32.1 мк.

Grammosciadium platycarpum Boiss. et Hausskn., 2n = 20.

Многолетнее травянистое растение, 10—50 см высоты, с листьями, трижды перисторассеченными на тонкие шиловидные дольки. Зонтиков — 3—13, с 9—17 широко расставленными и неодинаковыми по длине лучами. Обертка и оберточка из перисторассеченных шиловидных листочков. Лепестки белые, в центре лепестка проходит узкий секреторный каналец. Плоды линейно-продолговатые, 13—20 мм длины, 2.5—3.5 мм ширины, боковые ребра крылатые, ширина крыла 0.5—0.8 мм.

Образец: Армянская ССР, Мегринский район, на склонах близ села Таштун, по дороге к селу Личк (2000 м) 20 VIII 1967. Собрали: В. Виноградова и М. Герасимов (LE).

Для сравнения был изучен образец *G. platycarpum* из другого географического пункта (гора Кюкю в Шахбузском районе Нахичеванской АССР); его семена были собраны там в 1954 г. С. Г. Тамамшян и Г. А. Денисовой и посажены на участке Ботанического сада Ботанического института АН СССР в Ленинграде. У армянских и нахичеванских растений кариотипы оказались совершенно идентичными. На рис. 1, *б* изображена метафазная пластинка вида *G. platycarpum* (из Армении). В гаплоидном наборе (n = 10) различаются следующие хромосомы: *I* — акроцентрическая спутничная хромосома, *II*, *III*, *IV* — акроцентрические хромосомы, *V*, *VI*, *VII* — субметацентрические хромосомы и *VIII*, *IX*, *X* — метацентрические хромосомы (рис. 2, *б*). Данные о размерах хромосом гаплоидного набора вида *G. platycarpum* приведены в таблице. Общая длина набора хромосом у вида *G. platycarpum* составляет 41.7 мк.

Числовые характеристики хромосом
в гаплоидном наборе видов рода *Grammosciadium* DC.

Хромосомы	*G. daucoides*			*G. platycarpum*		
	длина плеч (в мк)	общая длина плеч (в мк)	отношение плеч	длина плеч (в мк)	общая длина плеч (в мк)	отношение плеч
I	3.15+0.45	3.6	7.0	3.9+0.6	4.5	6.5
II	3.3+0.45	3.75	6.6	4.05+0.6	4.65	6.7
III	3.0+0.45	3.45	6.6	3.6+0.6	4.2	6.0
IV	2.7+0.45	3.15	6.0	3.3+0.6	3.9	5.5
V	2.1+1.2	3.3	1.7	3.0+1.65	4.65	1.8
VI	1.95+1.05	3.0	1.8	2.7+1.8	4.5	1.5
VII	1.65+1.2	2.85	1.4	2.4+1.5	3.9	1.6
VIII	1.8+1.8	3.6	1.0	2.1+2.25	4.35	1.0
IX	1.5+1.5	3.0	1.0	1.8+1.95	3.75	1.0
X	1.2+1.2	2.4	1.0	1.65+1.65	3.3	1.0

Таким образом, в результате изучения хромосом у двух армянских видов *G. daucoides* и *G. platycarpum* для них установлено одно соматическое число — 20. Такое хромосомное число в сем. Зонтичных встречается довольно часто у представителей самых различных триб. Например, у некоторых видов родов *Carum* L., *Oenanthe* L., *Pimpinella* L., *Trinia* Hoffm. трибы *Ammineae* Koch; в трибе *Scandiceae* DC., к которой большинство систематиков относят род *Grammosciadium*, также есть виды с основным числом хромосом 20 (наряду с видами, у которых хромосомные числа — 14, 16, 18, 22). Так виды рода *Chaerophyllum* L. имеют 14 и 22 хромосомы в диплоидном наборе, виды родов *Myrrhis* Mill. и *Physo-*

caulis (DC). Tausch — по 22 хромосомы, а виды *Scandix* L. — самые разнообразные числа (14, 16, 18, 20, 32, 34).[1] Хотя изученные нами виды *G. daucoides* и *G. platycarpum* являются представителями двух разных подродов одного рода, число хромосом у того и другого вида одинаково. Оба вида имеют 4 типа хромосом; в гаплоидном наборе имеется по одной акроцентрической спутничной хромосоме, по 3 акроцентрических, 3 субметацентрических и по 3 метацентрических хромосом. Сопоставляя индексы длины плеч хромосом того и другого вида мы находим, что они очень близки (см. таблицу). Из всего вышеизложенного вытекает, что число хромосом у видов *G. daucoides* и *G. platycarpum* одинаково, а их морфология сходна. Таким образом, оба вида имеют весьма сходные наборы хромосом. Но кариотипы этих видов нельзя назвать идентичными, так как они различаются длиной аналогичных хромосом и общей длиной набора.

Размещение этих видов по двум различным секциям *Grammosciadium* и *Caropodium* двух подродов того же названия на основании внутреннего строения плодов (Tamamschian a. Vinogradova, 1969) пока что трудно согласовать с кариологической характеристикой этих видов. Совершенно ясно, что для окончательной оценки роли кариотипа в систематике рода *Grammosciadium* и его соответствия внутриродовым таксономическим подразделениям необходимы данные о числах и морфологии хромосом у остальных видов этого рода. Однако сведения о кариотипе даже двух видов представляют ценность для характеристики рода *Grammosciadium*. Эти данные не противоречат ранее сделанным выводам о том, что по своему вегетативному облику, признакам соцветий и плода все виды *Grammosciadium* настолько сходны между собой, что сомневаться в естественности этого рода не приходится.

За помощь в работе, ценные указания и советы я приношу свою глубокую благодарность Л. М. Макушенко.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова В. М. (1970). *Grammosciadium* DC. — эндемичный переднеазиатский род (*Umbelliferae*). Бот. журн., 55, 1. — Козо-Полянский Б. М. (1915). К ревизии восточного рода *Grammosciadium* DC. Русск. бот. журн., 1—2. — Кордюм Е. Л. (1967). Цито-эмбриология семейства Зонтичных. — Пименов М. Г. и С. А. Ярыгина. (1967). Числа хромосом дальневосточных видов рода *Angelica* L., Бот. журн., 52, 3. — Соколовская А. П. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры о. Сахалина). Вестн. ЛГУ, 4, 21. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. Вестн. ЛГУ, 1, 3. — Тамамшян С. Г. (1933). Материалы по кариосистематике культурных и диких видов семейства *Umbelliferae*. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., 2, 2. — Тамамшян С. Г. и В. М. Виноградова. (1969). К систематике рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*). Бот. журн., .54, 8. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Шишкин Б. К. (1923). О роде *Stenodiptera* K.-Pol., Бот. матер. герб. БИН АН СССР. 4, 4. — Bell C. a. L, Constance. (1957). Chromosome numbers in *Umbelliferae*. I. Amer. Journ. Bot., 44, 7. — Bell C. a. L. Constance. (1960). Chromosome numbers in *Umbelliferae*. II. Amer. Journ. Bot., 47, 1. — Bell C. a. L. Constance. (1966). Chromosome numbers in *Umbelliferae*. III. Amer. Journ. Bot., 53, 5. — Boissier E. (1872). Flora orientalis, 2. — Tamamschian S. G. a. V. M. Vinogradova. (1969). *Grammosciadium* and *Caropodium* (*Umbelliferae—Apioideae*). Taxon, 18, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 30 IV 1970).

---

[1] Данные о числах хромосом у видов сем. Зонтичных взяты нами из книги «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

УДК 58.036 : 582.572.4

Н. Л. Фельдман, З. Т. Артюшенко и Г. Г. Шухтина

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМ. *AMARYLLIDACEAE*

С 3 рисунками

N. L. FELDMANN, Z. T. ARTIUSHENKO AND G. G. SHUKHTINA. CELLULAR HEAT RESISTANCE IN CERTAIN SPECIES OF DIFFERENT GENERA OF *AMARYLLIDACEAE*

У различных родов и видов сем. Амарилисовых в связи с особенностями их происхождения, распространения и экологии существует соответствие между теплоустойчивостью клеток листьев и температурными условиями существования рода (вида).

В настоящее время установлено, что теплоустойчивость клеток и белков различных растений и пойкилотермных животных выше у видов, отличающихся большей теплолюбивостью (см. Александров, 1963, 1965; Alexandrov, 1964; Ushakov, 1964; Ушаков, 1965). У растений это установлено для видов одного рода, имеющих разные ареалы, а также для видов с близкими ареалами, но вегетирующих в разных температурных условиях. Особенно четкие данные были получены при сравнении представителей одного рода растений, живущих в разных экологических условиях (Lange, 1959; Фельдман и Лютова, 1962; Язкулыев, 1963, 1964, 1969; Фельдман, 1964, 1969; Фельдман и Каменцева, 1967). Представлялось важным выяснить, имеется ли корреляция между теплоустойчивостью клеток и теплолюбивостью организма при сравнении различных родов одного семейства. Это могло бы осветить некоторые стороны происхождения и истории развития того или иного таксона и послужить дополнением к выводам, сделанным на основании традиционных критериев систематики. Такой подход был использован, в частности, В. Я. Александровым (1956) при анализе видового состава двух подсемейств злаков (*Panicoideae* и *Pooideae)* и дал дополнительные доказательства в пользу точки зрения Р. Ю. Рожевица (1937, 1946), относящего роды *Aeluporus* и *Aristida* к подсем. *Panicoideae*. Цитофизиологический подход при решении спорных вопросов систематики используется также и в зоологии (Ушаков, 1959; Ushakov, 1964; Джамусова, 1963; Жирмунский, 1964, и др.).

Наш выбор пал на сем. Амарилисовых, для некоторых представителей которого (роды *Leucojum* и *Narcissus*) было ранее показано соответствие между температурными условиями обитания и уровнем теплоустойчивости клеток и белков (Фельдман, 1964, 1969; Фельдман и Каменцева, 1967).

Материал и методы

Сем. Амарилисовых объединяет около 65 родов, ареалы которых приурочены к умеренным, субтропическим и тропическим областям обоих полушарий.

Для наших исследований мы воспользовались коллекцией амарилисовых Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Для опыта были взяты представители 15 родов, из которых виды родов *Galanthus* L., *Leucojum* L., *Narcissus* L., *Pancratium* L., *Sternbergia* Waldst. et Kit., *Ixiolirion* Herb. и *Ungernia* Bge. обитают в умеренных и северных субтропических областях, а роды *Clivia* Lindl., *Hippeastrum* Herb., *Haemanthus* L., *Habranthus* Herb., *Crinum* L., *Nerine* Herb., *Vallota* Herb. и *Zephyranthes* Herb. — в южных субтропических и тропических областях. Виды, обитающие в умеренных широтах и в горах субтропических областей, культивируются в Ботаническом саду Ботанического института

АН СССР в открытом грунте, тогда как представители тропиков и предгорий или низин субтропиков — в оранжерее.

Первичная теплоустойчивость клеток (Александров, 1965) определялась по температуре, вызывающей остановку движения протоплазмы в эпидермальных клетках листьев, уже закончивших рост. Для этого кусочки листьев размером 8×10 мм опускались в термостат на 5, 10 и 40 минут в воду, предварительно нагретую до заданной температуры. Температура воды в термостате поддерживалась с точностью до 0.1°. Последующее микроскопирование прогретых высечек позволяло установить по перемещению сферосом наличие или отсутствие движения протоплазмы в эпидермальных клетках. Серия последовательных прогревов с интервалом в 0.4° давала возможность найти минимальную температуру, которая вызывала остановку движения протоплазмы при данном сроке нагрева. На основании полученных данных строились кривые зависимости срока сохранения движения протоплазмы от температуры прогрева (каждая точка на графиках — среднее из 6—12 измерений). Статистическая значимость различий средних показателей теплоустойчивости оценивалась по t-критерию. Различия считались существенными, если вероятность их случайности не превышала 0.05.

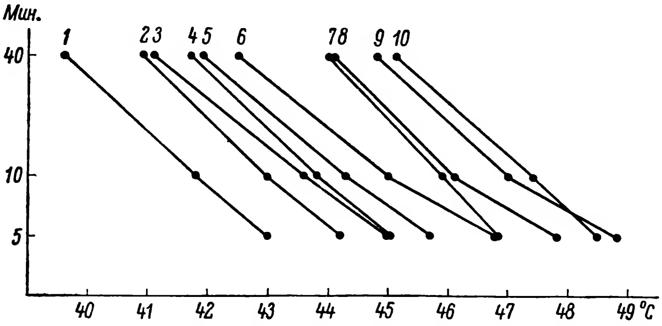


Рис. 1. Теплоустойчивость клеток эпидермиса листа представителей различных родов амарилисовых.

1 — *Galanthus platyphyllus*, 2 — *Leucojum vernum*, 3 — *Ixiolirion montanum*, 4 — *Sternbergia fischeriana*, 5 — *Ungernia sewerzovii*, 6 — *Haemanthus albiflos*, 7 — *Hippeastrum* sp., 8 — *Crinum commelini*, 9 — *Pancratium maritimum*, 10 — *Zephyranthes rosea*. *По оси абсцисс* — температура нагрева; *по оси ординат* — время сохранения движения (в минутах; логарифмическая шкала).

Результаты исследования

Теплоустойчивость клеток эпидермиса изученных видов сем. Амарилисовых оказалась весьма различной. На рис. 1 приведены кривые зависимости срока остановки движения от температуры для одного представителя каждого рода. В зоне изученных температур на полулогарифмическом графике они представлены, как правило, прямыми линиями с почти одинаковым углом наклона. Разница между крайними значениями теплоустойчивости составляет приблизительно 6°.

Самая низкая устойчивость клеток к нагреву наблюдалась у представителей рода подснежник; *Galanthus platyphyllus* Traub. and Mold., *G. nivalis* L. и *G. plicatus* M. B., которые не отличаются друг от друга по клеточной теплоустойчивости (см. таблицу). Подснежники произрастают в Европе: ареал *G. nivalis* простирается от Франции через Центральную Европу до Киева, захватывая Испанию, Италию и Балканские страны; *G. plicatus* распространен в Румынии, Болгарии, Молдавии и в Крыму; *G. platyphyllus* — на Кавказе. Низкий уровень и отсутствие межвидовых различий теплоустойчивости у подснежников вполне объяснимы с точки зрения их биологии. Все эти растения отличаются очень ранним и коротким периодом вегетации, приуроченным к прохладной

Теплоустойчивость клеток различных представителей сем. Амарилисовых

Границы теплоустойчивости (в °С)	Вид	Температура 5-минутного прогрева, останавливающая движение протоплазмы (в °С)	Распространение
43.0—43.9	*Galanthus platyphyllus*	43.0 ±0.1	Умеренные широты
	» *nivalis*	43.2 ±0.1	» »
	» *plicatus*	43.4 ±0.2	» »
44.0—44.9	*Narcissus triandrus*	44.1 ±0.2	Умеренные широты, северные субтропики
	Leucojum vernum	44.2 ±0.2	Умеренные широты
	Sternbergia lutea	44.6 ±0.2	» »
	Narcissus angustifolius	44.9 ±0.2	» »
45.0—45.9	*Sternbergia fischeriana*	45.0 ±0.3	» »
	Ixiolirion montanum	45.0 ±0.2	Северные субтропики
	Narcissus pseudo-narcissus	45.3 ±0.3	Умеренные широты
	Leucojum aestivum	45.7 ±0.1	» »
	Ungernia sewerzovii	45.7 ±0.2	Северные субтропики
	Clivia miniata	45.9 ±0.3	Южные субтропики
46.0—46.9	*Leucojum autumnale*	46.3 ±0.2	Северные субтропики
	Nerine bowdenii	46.3 ±0.3	Южные субтропики, тропики
	Haemanthus katherinae	46.7 ±0.2	То же
	» *albiflos*	46.8 ±0.2	» »
47.0—47.9	*Habranthus carinata*	47.5 ±0.2	» »
	Crinum commelini	47.8 ±0.1	» »
48.0—48.9	*Hippeastrum hybridus* hort.	48.1 ±0.2	» »
	Zephyranthes candida	48.3 ±0.1	» »
	» *rosea*	48.5 ±0.2	» »
	Vallota speciosa	48.5 ±0.5	» »
	Zephyranthes triatiae	48.8 ±0.2	» »
	Pancratium maritimum	48.8 ±0.2	Северные и южные субтропики

весенней погоде. Начинают они вегетировать с таянием снега, пробиваясь иногда через его толщу. Естественно, что на равнинах и в предгорьях начало вегетации наступает раньше, чем в горах, где таяние снега задерживается. Однако в условиях Ленинграда подснежники различного происхождения — с равнинных мест и гор — начинают вегетировать более или менее одновременно.

У представителей близкого подснежникам рода белоцветник *Leucojum vernum* L., *L. aestivum* L. и *L. autumnale* L. — теплоустойчивость клеток разных видов существенно различалась (см. таблицу). Наименее устойчив к действию высокой температуры сказался *L. vernum*; терморезистентность его клеток была лишь немногим выше, чем у подснежников. Температурные условия во время вегетации *L. vernum* и подснежников одинаковы. *L. aestivum* имел значительно более высокую теплоустойчивость клеток по сравнению с *L. vernum* (рис. 2) и тем более по сравнению с подснежниками (см. таблицу). Еще выше уровень клеточной устойчивости у *L. autumnale*. *L. aestivum* свойствен растянутый период вегетации. Начиная вегетировать двумя неделями позже, чем *L. vernum*, *L. aestivum* заканчивает надземное развитие лишь к началу — середине лета (в Ленинграде) и, следовательно, относится уже к поздневесенне-летним растениям. Что касается *L. autumnale*, то он цветет и вегетирует в осенне-зимнее время, однако ареал его лежит значительно южнее двух первых видов. Ареал *L. vernum* простирается между 45 и 51 параллелями, а с востока на запад от Франции— до Киевской области, у *L. aestivum* он расположен несколько южнее: между 40 и 48 параллелями и с востока на запад — от Франции до западного побережья Кавказа; *L. autumnale* произрастает на западном и юго-западном побережье Пиренейского полуострова, а также на северо-западном побережье Африки.

В роде нарцисс исследовалось три вида: *N. triandrus* L., *N. pseudonarcissus* L., *N. angustifolius* Curt. Ареалы всех трех видов приурочены главным образом к Юго-Западной Европе. Из них *N. triandrus* распространен в более южных районах (Испания, Португалия), тогда как *N. pseudo-narcissus* встречается в Румынии, а *N. angustifolius* доходит до Закарпатья. Два первые вида, подобно подснежникам и белоцветнику весеннему, вегетируют ранней весной; третий же вид, *N. angustifolius*, начинает вегетировать (во всяком случае в условиях Ленинграда) почти на месяц позже. Из них наименьшей (и одинаковой с *L. vernum*) теплоустойчивостью обладал *N. triandrus* (см. таблицу). Между теплоустойчивостью *N. pseudo-narcissus* и *N. angustifolius* статистически значимых различий теплоустойчивости клеток не было обнаружено, несмотря на различие в сроках вегетации. Может быть, это связано с какими-то неизвестными нам особенностями в микроклиматических условиях существования.

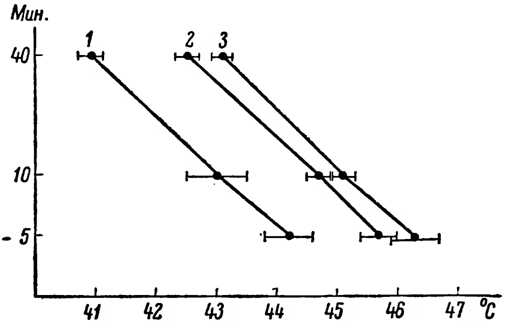


Рис. 2. Теплоустойчивость клеток эпидермиса листа трех видов *Leucojum*.

1 — *L. vernum*, *2* — *L. aestivum*, *3* — *L. autumnale*. *По осям* то же, что на рис. 1; каждая точка — среднее из 6 измерений.

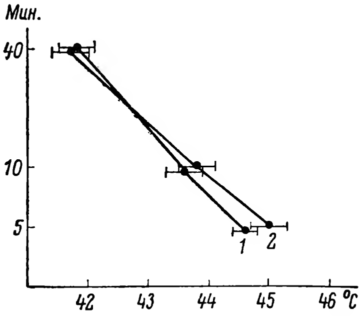


Рис. 3. Теплоустойчивость клеток эпидермиса листа двух видов *Sternbergia*.

1 — *S. lutea*, *2* — *S. fischeriana*. По осям то же, что на рис. 1.

Если рассматривать роды сем. Амарилисовых в порядке повышения теплоустойчивости клеток, то за нарциссами следует род штернбергия: *Sternbergia fischeriana* (Herb.) Roem. и *S. lutea* (L.) Ker-Gawl., кривые теплоустойчивости которых приведены на рис. 3. Значимых различий в теплоустойчивости этих двух видов не обнаружено. Оба они вегетируют с сентября по май, хотя цветут в различные сроки — *S. lutea* — в сентябре-октябре, тогда как *S. fischeriana* — в январе-феврале. Ареал *S. lutea* простирается по северному и южному побережью Средиземного моря, в юго-восточной части Закавказья и в горной Туркмении, а *S. fischeriana* растет в восточном Закавказье.

В роде иксиолирион был изучен всего один вид — *Ixiolirion montanum* (Labill.) Herb., произрастающий в восточном Закавказье, Сирии и Иране. Его теплоустойчивость была такой же, как у штернбергий и наиболее термостабильных нарциссов (см. таблицу). Несколько более высокая теплоустойчивость клеток была обнаружена у *Ungernia sewerzowii* (Rgl.) B. Fedtsch., которая произрастает в горных районах Тянь-Шаня.

Ареалы перечисленных выше родов сем. Амарилисовых лежат в умеренной и субтропической зонах, причем, произрастая в горных районах субтропиков, они часто встречаются в субальпийском и альпийском поясах. Все они являются эфемероидами со сравнительно коротким периодом жизни надземных органов. Среди амарилисовых, обитающих в тропических широтах, явление эфемероидности не наблюдается. В результате благоприятного температурного и водного режима возникновение и отмирание надземных частей происходит у них постепенно. Средняя температура обитания амарилисовых тропических и южных субтропических зон выше, чем у представителей этого семейства в северных субтропиках и умеренных широтах. В соответствии с более высокой температурой среды виды тропических и южных субтропических амарилисовых имеют и более высокую устойчивость клеток к нагреву. Границы первичной теплоустойчивости клеток для первой группы амарилисовых, как следует из таблицы, составляют 43—46°, для обитателей тропиков они лежат между 46 и 49°. По возрастающей теплоустойчивости роды южных субтропических и тропических амарилисовых располагаются следующим образом: *Clivia*, *Nerine*, *Haemanthus*, *Habranthus*, *Crinum*, *Hippeastrum*, *Vallota, Pancratium, Zephyranthes*. Из них виды родов *Clivia, Nerine* и *Vallota* произрастают в Южной Африке, р. *Haemanthus* — в Южной и отчасти на западе экваториальной Африки, роды *Hippeastrum*, *Habranthus* и *Zephyranthes* — в тропической и субтропической зонах Южной Америки, р. *Crinum* — в тропической и субтропической зонах обоих полушарий.

Среди амарилисовых с самым высоким уровнем теплоустойчивости находится представитель рода панкраций — *Pancratium maritimum*, который растет в значительно более северных широтах (черноморское побережье Кавказа) по сравнению с другими видами тропических и южных субтропических амарилисовых. Однако черноморское побережье Кавказа — наиболее северная точка распространения этого рода. Основная часть его ареала приурочена к приморской полосе Южной Европы, Северо-Восточной и Северо-Западной Африки (на юг до Сенегала и Сомали) и юго-западной Азии (от черноморского побережья Кавказа до Индии). Иными словами, большинство видов р. *Pancratium* обитает в южной субтропической зоне, а некоторые произрастают в тропиках. Кроме того, следует отметить приуроченность представителей этого рода к пескам, расположенным вдоль морского побережья. Произрастая на открытых местах, виды р. *Pancratium* естественно подвергаются воздействию резких колебаний температуры, и с этим также может быть связан высокий уровень их теплоустойчивости.

Подводя итог полученному материалу, следует сказать, что первичная теплоустойчивость клеток листьев различных родов сем. Амарилисовых, как правило, хорошо соответствует различиям в температуре среды их обитания. Наиболее низкой терморезистентностью обладают представители родов подснежников, белоцветников и нарциссов, живущие в зонах северных субтропиков и умеренных температур и обладающие коротким сроком вегетации в весенний период. Максимальные значения теплоустойчивости свойственны тропическим амарилисовым из влажных тропических лесов.

Согласно гипотезе Александрова (1965, 1969а; Alexandrov, 1969б), первичная теплоустойчивость клеток является косвенным показателем конформационной гибкости протоплазматических белков. Для нормального выполнения биохимических функций уровень гибкости белковых макромолекул в филогенезе должен приводиться в соответствие с температурой среды обитания вида. Следствием этого процесса является установление соответствия теплоустойчивости клеточных белков и клеток с теплолюбивостью вида, что мы и наблюдали на представителях сем. Амарилисовых. Если степень устойчивости клеток к температуре отражает исторические условия формирования вида, вполне понятным становится высокий уровень теплоустойчивости наиболее древних родов из сем. Амарилисовых, которые возникли, по-видимому, в составе тропической флоры. С другой стороны, миграция ряда видов (родов) на север или их автохтонное зарождение в составе иных флор находит свое отражение в более низком уровне теплоустойчивости их клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 41, 7. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, Эксперим. бот., 16. — Александров В. Я. (1965). О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биолог., 60, 1. — Александров В. Я. (1969а). Молекулярные аспекты генотипического приспособления организмов к температуре среды. Усп. совр. биолог., 67, 3. — Джамусова Т. А. (1963). Теплоустойчивость клеток моллюсков в связи с проблемой вида. В сб.: Проблемы цитоэкологии животных. — Жирмунский А. В. (1964). Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток морских беспозвоночных в связи с их географическим распространением и экологией. В сб.: Клетка и температура среды. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Рожевиц Р. Ю. (1946). Система злаков в связи с их эволюцией. В сб. научн. раб. БИН АН СССР, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны. — Фельдман Н. Л. (1964). Теплоустойчивость клеток листьев весенних эфемероидов с различными сроками вегетации. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Фельдман Н. Л. (1969). Теплоустойчивость кислой фосфатазы из листьев двух видов *Leucojum* с разными сроками вегетации. Цитология, 11, 5. — Фельдман Н. Л. и И. Е. Каменцева. (1967). Теплоустойчивость уреазы, экстрагированной из листьев двух видов *Leucojum* с различными сроками вегетации. Цитология, 9, 7. — Фельдман Н. Л. и М. И. Лютова. (1962). Исследование теплоустойчивости клеток некоторых морских трав. Бот. журн., 47, 4. — Ушаков Б. П. (1959). Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных. Зоолог. журн., 38, 9. — Ушаков Б. П. (1965). Современное состояние вопроса о механизме теплового повреждения и причинах изменения теплоустойчивости клеток. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных. — Язкулыев А. (1963). Сравнение теплоустойчивости двух видов *Hordeum* с разными сроками вегетации. Бот. журн., 48, 12. — Язкулыев А. (1964). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Язкулыев А. (1969). Об отличии в устойчивости клеток к нагреву, высокому гидростатическому давлению и этиловому спирту у близкородственных видов растений, отличающихся по срокам вегетации. Цитология, 11, 2. — Alexandrov V. Ya. (1964). Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. Quart. Rev. Biol., 39, 1. — Alexandrov V. Ya. (1969б). Conformational flexibility of proteins, their resistance to proteinases and temperature conditions of life. Currents in modern biology, 3. — Lange O. L. (1959). Untersuchungen über Warmehaushalt und Hitzeresistenz mauritanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. Flora, 147, 4. — Ushakov B. P. (1964). Thermostability of cells and proteins of poikilotherms and its significance in speciation. Physiol. Rev., 44.

Институт цитологии
Академии наук СССР
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 I 1970).

УДК 58.036 : 541.144.7 : 58 (98)

В. М. Швецова

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

С 1 рисунком

V. M. SHVETZOVA. THE TEMPERATURE DEPENDENCE OF THE PHOTOSYNTHESIS IN CERTAIN ARCTIC PLANTS

У девяти видов высших растений Западного Таймыра изучалась зависимость фотосинтеза от температуры радиометрическим методом при освещенности от 28 до 47 тыс. лк. Опыты проведены в июле, августе. Оказалось, что *Oxyria digyna, Alopecurus alpinus*, *Dryas punctata*, *Salix arctica* фотосинтезируют при температуре от 0 до 50°. У *Betula nana* и *Eriophorum angustifolium* не обнаружено ассимиляции при 0°, у *Arctophila fulva* и *Hedysarum arcticum* — при 50°. Для фотосинтеза *Hedysarum arcticum, Betula nana, Alopecurus alpinus* и *Salix arctica* оптимальной оказалась температура 20°. Для *Arctophila fulva* 10°, а для *Eriophorum augustifolium, Dryas punctata* и *Vaccinium vitis-idaea* 30° и несколько выше.

Рассматриваемые данные позволяют наметить связь между положением кардинальных точек на температурной кривой и ареалом распространения растений.

Температура является одним из факторов внешней среды, определяющим интенсивность фотосинтеза у растений. Исследование зависимости ассимиляции от температуры дает материал не только для понимания многих сторон фотосинтеза, но служит и одним из путей выяснения приспособления растений к термическим условиям местообитания. Изучению данной проблемы посвящено много работ, в которых исследовались температурные пределы фотосинтеза и положение зоны температурного оптимума, а также их смещение в зависимости от фазы развития растений и экологических условий (Pisek u. Winkler, 1959; Семихатова, 1960; Mooney a. Billings, 1961; Глаголева и Филлипова, 1965; Чмора и Оя, 1967; Pisek, Larcher, Unterholzer, 1967; Billings a. Mooney, 1968; Вознесенский, Рейнус, Заленский, 1969). Эти работы проведены в разных географических условиях: в высокогорьях, жарких пустынях, в умеренной зоне, в условиях севера. Однако экспериментальных исследований влияния температуры на фотосинтез растений в континентальной Арктике до сих пор не проводилось. В связи с этим выполнена настоящая работа, целью которой было изучение прямого действия температуры на фотосинтез некоторых видов растений в тундрах Западного Таймыра (73°20′ с. ш.).

Объекты и методика

Влияние температуры на фотосинтез изучалось у девяти видов растений из числа доминирующих в районе исследования: *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Alopecurus alpinus* Sm., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Betula nana* L., *Salix arctica* R. Br., *Eriophorum angustifolium* Honck., *Dryas punctata* Juz,. *Vaccinium vitis-idaea* L. var. *minus* Lodd. Данные растения принадлежат к разным жизненным формам. Их местообитания различаются по микроклимату.

По ряду причин исследования были проведены в короткий промежуток времени (конец июля—август 1969 г.) и не охватили всех фаз развития изучаемых растений. У *Arctophila fulva, Eriophorum angustifolium, Vaccinium vitis-idaea* изучался фотосинтез листьев нецветущих экземпляров; у *Hedysarum arcticum*, *Oxyria digyna*, *Alopecurus alpinus* — фотосинтез в фазу цветения, а у *Betula nana*, *Dryas punctata*, *Salix arctica* — ассимиляция у отцветших растений.

Для более четкого выявления влияния температуры на интенсивность фотосинтеза исследования проводились в лабораторных условиях радиометрическим методом при насыщающих концентрациях CO_2—0.3—1% (см. Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965) и постоянном освещении.

Для опытов была использована установка, состоящая из трех частей: прибора для измерения интенсивности фотосинтеза, прозрачного плексигласового сосуда для термостатирования листовой камеры и осветителя. Листовая камера, использованная для опытов, несколько отличалась от обычной. Ее боковые и нижняя стенки сделаны из листовой меди, а верхняя — из тонкого органического стекла. Для того чтобы газовая смесь быстрее приобретала нужную температуру, она прокачивалась в камеру через медный змеевик, укрепленный на нижней металлической стенке камеры. На время опыта камера вместе с помещенными в нее листьями устанавливалась в прозрачный сосуд из органического стекла, который заполнялся водой заданной температуры. Температура от 0 до 50° с интервалами в 10° создавалась и поддерживалась с помощью снега, холодной и горячей воды. Определения проведены при освещенности 28—32 тыс. лк, что достигалось с помощью зеркальной лампы ЗН 220 с мощностью 500 вт, которая устанавливалась на расстоянии 80—120 см от листовой камеры. Лампа работала от переносной электростанции ПЭС-1.5. Несколько измерений сделано при естественном, солнечном, освещении, интенсивность которого превышала искусственное и колебалась от 33 до 47 тыс. лк. До начала измерений фотосинтеза листья опытных растений выдерживались 5—7 минут при заданной температуре. Длительность определения составляла 5—10 минут.

Результаты опытов

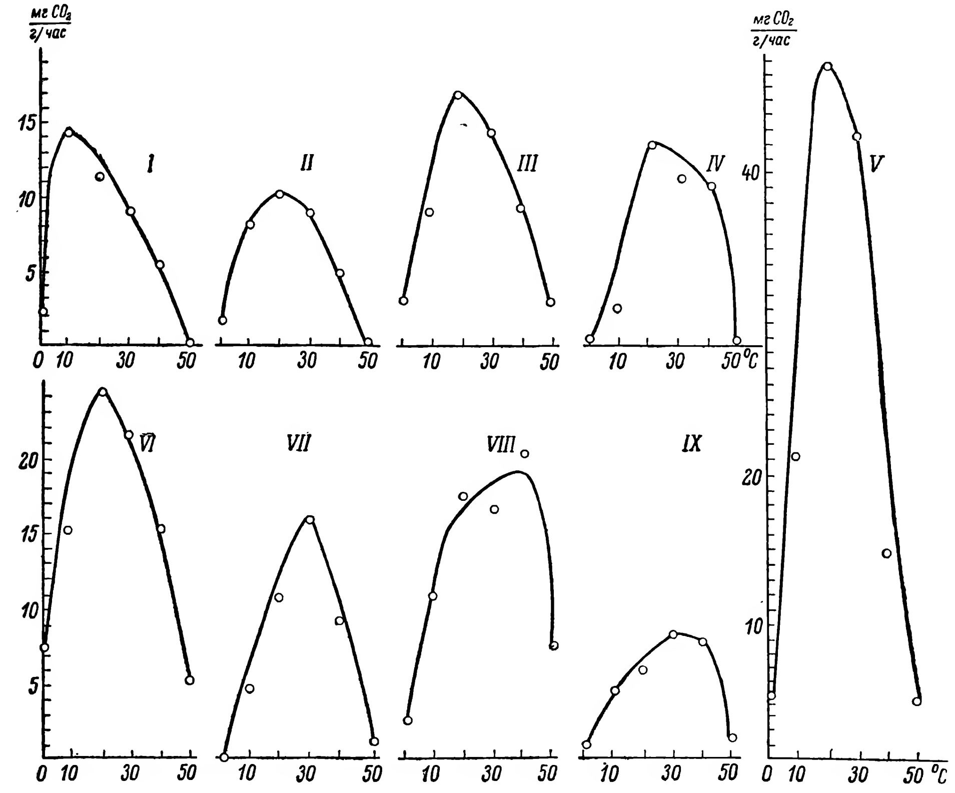
Как известно, зависимость фотосинтеза от температуры характеризуется одновершинной кривой, форма которой определяется главным образом положением трех кардинальных температур: минимальной, выше которой в растении начинается процесс фотосинтеза, оптимальной, при которой фотосинтез изучаемого растения достигает наибольшей величины, и максимальной температуры, превышение которой прекращает ассимиляцию.

В рассматриваемых опытах с арктическими растениями получены температурные кривые двух видов — островершинные (*Salix arctica, Alopecurus alpinus, Arctophila fulva, Oxyria digyna, Eriophorum angustifolium*) и плосковершинные (*Hedysarum arcticum, Betula nana, Dryas punctata, Vaccinium vitis-idaea*), которые отличаются друг от друга по положению температурного оптимума и величине интенсивности фотосинтеза при оптимальной, минимальной и супероптимальной температуре. В наших опытах не удалось получить температуру ниже нуля, что не позволило изучить нижний температурный предел фотосинтеза у всех исследованных растений. Нулевая же температура оказалась предельной только для двух растений из девяти — *Betula nana* и *Eriophorum angustifolium*. У остальных видов интенсивность фотосинтеза при 0° была вполне ощутимой (см. таблицу): у *Alopecurus alpinus* — самая высокая (7.5 мг CO_2/г · час), затем у *Salix arctica* (4.3 мг CO_2), у *Oxyria digyna* (3.2 мг CO_2), *Dryas punctata* и *Arctophila fulva* (2.6 и 2.5 мг CO_2) и, наконец, у *Hedysarum arcticum* и *Vaccinium vitis-idaea* (1.9 и 1.0 мг CO_2/г · час). Полученные результаты говорят об устойчивости ассимиляционного аппарата вышеперечисленных растений к низкой температуре и еще раз подтверждают данные целого ряда авторов о возможности ассимиляции при нулевых и даже отрицательных температурах (Zeller, 1951; Pisek u. Rehner, 1958; Tranquillini u. Holzer, 1958; Филиппова, 1959; Lange, 1962; Ungerson u. Sherdin, 1968).

Температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра

Вид	Местообитание	Потенциальная интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г · час			Температурный оптимум (в °C)	Зона температур, близких к оптимальным (в °C)
		при 0°	при 50°	при оптимальной температуре		
Arctophila fulva	Долина ручья	2.5	0.3	14.3	10	8—15
Hedysarum arcticum	Юго-восточный склон оврага	1.9	0.3	10.2	20	13—30
Oxyria digyna	Северо-западный склон оврага	3.2	3.1	16.9	19	15—28
Betula nana	Восточный склон овражка	0.1	0.9	13.4	20	15—40
Alopecurus alpinus	Юго-восточный склон холма	7.5	5.1	24.6	20	15—28
Eriophorum angustifoluim	Бугорковатая тундра	0.1	1.3	16.0	30	25—35
Dryas punctata	Зарастающий оползень на высоком берегу реки	2.6	7.6	20.2	40	20—40
Salix arctica	Дриадово-осоково-моховая тундра	4.3	4.0	46.0	20	20—30
Vaccinium vitis-idaea	Валики полигонального болота	1.0	1.6	8.7	30	25—40

Что касается оптимальной для фотосинтеза температуры, являющейся одним из показателей принадлежности растений к той или иной экологической группе, то у разных видов величина температурного оптимума оказалась неодинаковой. У *Hedysarum arcticum, Oxyria digyna, Betula nana, Alopecurus alpinus* и *Salix arctica* температурный оптимум находится около 20°, но у других видов он может быть сдвинут как в сторону более низкой, так и более высокой температуры. Так, у *Arctophila fulva* температурный оптимум наблюдается при 10° (14 мг CO₂/г·час). Интенсивность фотосинтеза, близкая к максимальной, получена в очень узкой



Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от температуры у растений Западного Таймыра.

I — *Arctophila fulva*; *II* — *Hedysarum arcticum*; *III* — *Oxyria digyna*; *IV* — *Betula nana*; *V* — *Salix arctica*; *VI* — *Alopecurus alpinus*; *VII* — *Eriophorum angustifolium*; *VIII* — *Dryas punctata*; *IX* — *Vaccinium vitis-idaea*. Температурные кривые *I, II, III, IV, VI, VII* получены 29 VII 1969 при искусственном освещении 28—32 тыс. лк; температурные кривые *V, VIII, IX* получены 28 VIII 1969 при естественном освещении, интенсивность которого составляла при 0° 33 тыс. лк; при 10° — 41 тыс. лк; при 20° — 137 тыс. лк.; при 30° — 47 тыс. лк; при 40° — 42 тыс. лк; при 50°— 35 тыс. лк.

температурной зоне, приблизительно от 8 до 15°. Возможно, что низкий температурный оптимум, а также небольшой диапазон оптимальных температур служат причиной распространения *Arctophila fulva* только в арктических областях. Данный вид расселяется обычно в прибрежной части северных озер, речек, ручьев, где суточные колебания температуры воздуха значительно сглаживаются водной средой, и вегетация *Arctophila fulva* происходит при температуре более равномерной и низкой, чем у других растений в том же районе, обитающих в вышерасположенных местообитаниях.

Относительно температурного оптимума, равного 20° у упомянутых выше растений, следует сказать, что он выше той температуры, при которой они живут. Средняя многолетняя температура июля (самого теплого в районе исследования) составляет 10°, а в относительно жаркие годы не превышает 14°. Несоответствие температурного оптимума истинного фотосинтеза температуре местообитания растений отмечалось и ранее. Например, в монографии Рабиновича (1959) приводится пример с морской диатомеей *Nitzschia closterium*, оптимум истинного фотосинтеза которой соответствует 27°, хотя она живет обычно в условиях температур 8—12°. По мнению автора, высокий температурный оптимум позволяет ей фотосинтезировать при высокой температуре, которая может быть в жаркие летние дни.

Температурный оптимум 20° совпадает с данными Мюллера (Müller, 1928). Он получил максимальную ассимиляцию при этой температуре у *Chamaenerium latifolium* и *Salix glauca* в своих опытах в Диско (в Гренландии, за 69° с. ш.). С другой стороны, по данным Вуэджера (Wager, 1941), Транквилини (Tranquillini, 1954) и Писека (Pisek, 1960), температурный оптимум фотосинтеза растений холодных местообитаний гораздо ниже и составляет 10—15°. Эти различия могут быть связаны с изменчивостью оптимума фотосинтеза, который зависит от целого ряда внутренних и внешних факторов, в том числе и от адаптации растений к температурным условиям среды обитания в период проведения опытов. Наглядным примером могут служить данные В. Л. Вознесенского, Р. М. Рейнус и О. В. Заленского (1969) о смещении температурного оптимума фотосинтеза пустынного растения *Senecio subdentatus* Ledeb. с 12—15° в апреле до 35—40° в мае. Эти данные проливают свет на причину относительно высокого температурного оптимума фотосинтеза (20°) у *Hedysarum arcticum*, *Oxyria digyna*, *Betula nana*, *Alopecurus alpinus* и *Salix arctica* и особенно у *Eriophorum angustifolium*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Dryas punctata* (30° и выше). Этой причиной, по-видимому, являются температурные условия местообитания и их сезонные изменения. Например, *Vaccinium vitis-idaea* и *Dryas punctata* были взяты для опытов с валиков полигонального болота и с зарастающих оползней высокого берега реки, где возможны значительные перегревы верхних слоев почвы и приземного слоя воздуха в отдельные солнечные дни.

При анализе температурной зависимости фотосинтеза у *Dryas punctata* обращает на себя внимание широкая зона температур, близких к оптимальной (20—40°). Это свидетельствует о значительном диапазоне приспособленности данного растения к ассимиляции при разной температуре и, видимо, обусловлено наследственными свойствами. *D. punctata* по происхождению является субарктическим, горным, континентальным видом (Юрцев, 1968) и распространен в арктических и горных областях. Растянутая зона температур, близких к температурному оптимуму фотосинтеза и обнаруженная у *Betula nana* (15—40°), также находится в соответствии с ее широким ареалом — от границы северной оконечности подзоны типичных тундр до лесотундр и болот умеренной зоны. То же самое можно сказать о *Vacccinium vitis-idaea* — циркумполярной, гипоарктической расе, широко распространенного бореального вида и о *Hedysarum arcticum*, который является восточноевропейско-сибирским видом, близко родственным бореальному *H. obscurum*.

Весьма интересными оказались результаты измерения потенциальной интенсивности фотосинтеза у таймырских растений при температуре 50°. Оказалось, что фотосинтез в этом случае происходит у 6 из 9 изученных растений. С наибольшей интенсивностью при такой высокой температуре фотосинтезировали *Dryas punctata* (7.6 мг CO_2/г·час) и *Alopecurus alpinus* (5.1 мг CO_2/г·час); несколько слабее — *Salix arctica* (4.0 мг CO_2) и *Oxyria digyna* (3.1 мг CO_2). У *Vaccinium vitis-idaea* и *Eriophorum angustifolium* интенсивность фотосинтеза была невелика и составляла соответственно 1.6 и 1.3 мг CO_2/г·час. У остальных растений — *Arctophila fulva*, *Hedysarum arcticum* и *Betula nana* — температура 50°, видимо, была предельной (см. рисунок и таблицу). Необходимо отметить, что в районе наших исследований не бывает такой высокой температуры. Даже в относительно сухое и жаркое лето 1969 года, когда проводилась данная работа, среднеиюльская температура на горизонтальной поверхности почвы, лишенной мохового покрова, составляла 13.2°, а абсолютный максимум — 35.5°. Правда, в отдельные дни на небольших участках, расположенных на склонах с южной экспозицией, были возможны перегревы, но они не достигали 50°.

Таким образом, из полученных данных видно, что ассимиляционный аппарат некоторых растений Арктики приспособлен к чрезвычайно широкому диапазону температур и осуществляет фотосинтез при всех температурах от 0 до 50°. Температурный оптимум фотосинтеза многих растений находится около 20°, но у других видов он может быть сдвинут как в сторону более низкой, так и более высокой температуры. Причиной различного влияния температуры на фотосинтез разных растений, по-видимому, являются наследственно закрепленные (генетические) факторы, определяющие их приспособленность к различным местообитаниям в своеобразных условиях существования в тундрах Западного Таймыра.

В заключение выражаю свою сердечную благодарность О. В. Заленскому, за руководство работой, а также О. А. Семихатовой, В. Л. Вознесенскому. Р. М. Рейнус, Т. А. Глаголевой и Л. А. Филипповой за полезные советы и помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л., О. В. Заленский и О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растения. — Вознесенский В. Л.. Р. М. Рейнус и О. В. Заленский. (1969). Влияние температуры на фотосинтез растений Каракумов. Проблемы освоения пустынь, 6. — Глаголева Т. А. и Л. А. Филиппова. (1965). Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. В сб.: Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. — Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, 3. — Семихатова О. А. (1960). Последействие температуры на фотосинтез. Бот. журн., 45, 10. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 13. — Чмора С. Н. и В. М. Оя. (1967). Изучение температурной зависимости фотосинтеза листа. Физиолог. раст., 14, 4. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. — Billings W. D. a. H. A. Mooney. (1963). The ecology of arctic and alpine plants Biol. rev., 43, 4. — Lange O. L. (1962). Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 75, 9. — Mooney H. A. a. W. D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna.* Ecol. Monogr., 31. — Müller D. (1928). Die Kohlensäureassimilation bei arctischen Pflanzen und die Abhändigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta, 6, 1. — Pisek A. (1960). The Nature of the temperature optimum and minimum of photosynthesis. Bull. council. Israel, 8d., 3—4. — Pisek A., W. Larcher, R. Unterholzer. (1967). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenzentemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Flora, 157. — Pisek A. u. G. Rehner. (1958). Temperaturminima der Netto-assimilation von mediterranen und nordisch-alpinen Immergrünen. Deutsch. Bot. Ges.. 71, 4. — Pisek A. u. E. Winkler. (1959). Wassersättigungsdefizit, Spaltenbewegung und Photosinthese. Protoplasma, 46, 1—4. — Tranquillini W. (1954). Über den Einfluss von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluss in Küvetten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 67, 6—7. — Tranquillini W. u. K. Holzer. (1958). Über das Gefrieren und Auftaunen von Coniferennadeln. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 71. — Ungerson u. G. Scherdin. (1968). Jahresgang von Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen bei *Pinus silvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subarctic. Flora, Abt. B, 157. — Wager H. L. (1941). On the respiration and assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New Phytol., 40, 1. — Zeller O. (1951). Über Assimilation und Atmung der Pflanzen in Winter bei tiefen Temperaturen. Planta, 39.

Коми филиал
Академии наук СССР,
г. Сыктывкар.

(Получено 12 XI 1969).

УДК 58.036 : 581.142 : 581.48 : 582.772.2

В. Г. Юдин

РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА В ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ДВУХ ВИДОВ КЛЕНА НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ХОЛОДНОЙ СТРАТИФИКАЦИИ

С 2 рисунками

V. G. YUDIN. THE SIGNIFICANCE OF THE TEMPERATURE FACTOR FOR THE GERMINATION OF SEEDS OF TWO MAPLE SPECIES AT DIFFERENT STAGES OF COLD STRATIFICATION

В настоящей работе показано, что семена, имеющие глубокий покой, способны прорастать значительно раньше установленного срока холодной стратификации, если их проращивать при оптимальной температуре. Такой температурой для семян клена татарского и ясенелистного является 10°. Проращивание семян при оптимальной температуре на разных этапах холодной стратификации значительно сокращает срок подготовки семян к посеву.

Изучение причин замедленного прорастания семян имеет длительную историю. Проблема эта давно привлекает внимание, так как более или менее продолжительный покой семян ряда возделываемых растений затрудняет получение посадочного материала.

В практике лесоводства встречаются большие трудности из-за медленного прорастания семян многих древесных пород. Стратификация семян пока является основным способом прерывания их покоя. Однако очень мало известно о температурных условиях проращивания семян, подвергшихся холодной стратификации. Установлено, что зародыши выходят значительно раньше из состояния покоя, чем целые семена, но при низкой температуре прорастание как изолированных зародышей, так и целых семян сильно задерживается.

В работе В. Г. Юдина и Е. Н. Поляковой (1967) было показано, что зародыши, изолированные из семян клена татарского, как и целые семена, при температуре 0—3° прорастают лишь после 3—4 месяцев стратификации. Но при изоляции зародышей из семян, находившихся в условиях холодной стратификации и при проращивании их при 20°, всхожесть достигала 78% уже после месяца стратификации.

Задачей настоящей работы было установление оптимальной температуры, которая способствовала бы сокращению продолжительной холодной стратификации.

Схема опытов была такова: семена кленов *Acer tataricum* L. и *A. negundo* L. в околоплодниках, без околоплодников и с нарушенной кожурой стратифицировались при температуре 0—3°. Пробы семян клена татарского брались 2 раза в месяц на разных этапах холодной стратификации и ставились на проращивание при температуре 0—3, 10, 15—20 и 25°. Семена без околоплодников проращивались только при температуре 0—3 и 15—20°. Повторность опыта двукратная, длительность проращивания 1 месяц.

Опыты показали, что семена клена татарского после 2 месяцев холодной стратификации, независимо от температурных условий проращивания, дают незначительный процент всходов. При проращивании в течение одного месяца при 0—3° дали всходы только 11% семян, а при 10° процент всходов увеличился почти вдвое. С повышением температуры проращивания до 15—20° происходило торможение роста и всхожесть составила всего лишь 3% (рис. 1, *А*).

Весьма положительные результаты получены в опытах по проращиванию семян после 2.5 месяцев холодной стратификации (рис. 1, *Б*). Семена клена, находившиеся в период проращивания в условиях холодной стратификации (0—3°), имели замедленный темп прорастания, семена же, проращивавшиеся при 10°, за 20 дней дали 90% всходов.

Очень низкий процент всходов был у семян, проращивавшихся при температуре 15—20°. При еще более высокой температуре (25°) семена не дали ни одного процента всходов. В этих условиях у семян наступал вторичный покой, для выведения из которого требовалась длительная холодная стратификация.

Удлинение срока холодной стратификации семян клена татарского до 3 месяцев существенно не меняло ход их прорастания (рис. 1, *В*). По-прежнему высокий процент всхожести был у семян, проращивавшихся при температуре 10°. Значительно возросла всхожесть семян, все время находящихся при температуре 0—3°. За 4 месяца холодной стратификации (включая время проращивания) количество проросших семян достигло 87%. Такая длительность предпосевной подготовки вполне обеспечивает выход семян из состояния покоя.

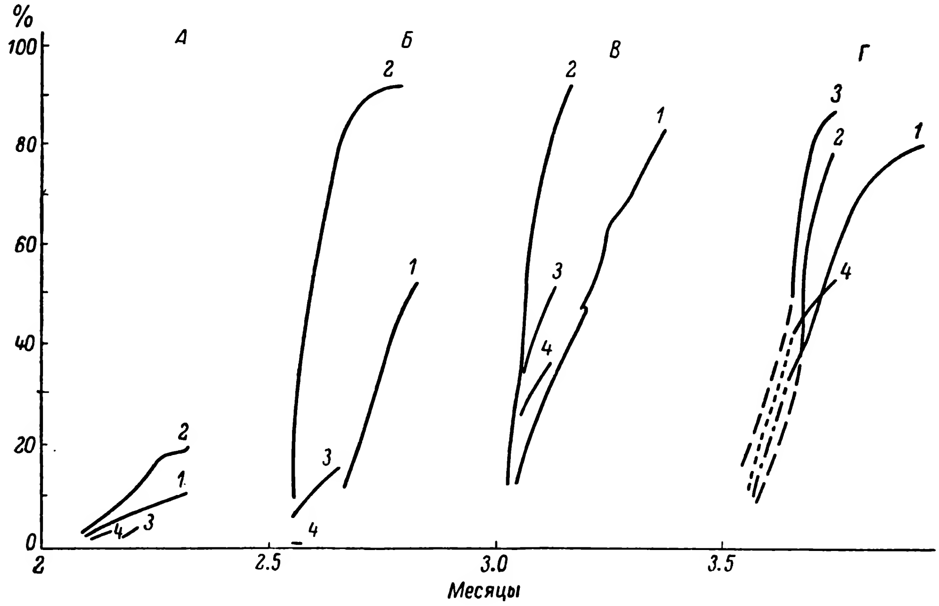


Рис. 1. Ход прорастания семян клена татарского в зависимости от условий стратификации и проращивания.

Прорастание при температуре: *1* — 0.3°, *2* — 10°, *3* — 15—20°, *4* — 25°; сроки холодной стратификации: *А* — 2 месяца, *Б* — 2.5 месяца, *В* — 3 месяца, *Г* — 3.5 месяца. *По оси ординат* — процент прорастания; *по оси абсцисс* — длительность стратификации. *Пунктирными линиями* показано прорастание семян в процессе стратификации.

К концу холодной стратификации семена клена татарского способны прорастать и при более высокой температуре. В этом варианте опыта семена, проращивавшиеся при 15—20°, дали 53% всходов, а при 25° — 37% всходов.

Дальнейшее увеличение продолжительности холодной стратификации семян этого вида клена существенно не изменяло ход их прорастания. На рис. 1, *Г* приведены результаты опытов по проращиванию семян после 3.5 месяцев холодной стратификации. К этому периоду семена начинали прорастать уже в процессе стратификации.

Таким образом, приведенные данные показывают, что длительность холодной стратификации может быть значительно сокращена, если подобрать оптимальную температуру для проращивания семян на разных этапах холодной стратификации. Особенно чувствительны семена к температурным условиям проращивания на первых этапах холодной стратификации; на ее конечных этапах они хорошо прорастают в широком интервале температур (10—25°).

Значительно хуже идут процессы стратификации при температуре 5°. Опыты показали, что эти условия являются недостаточно благоприятными. Семена, проращивавшиеся после двухмесячной стратификации при 5°, не дали ни одного процента всходов. Даже трехмесячная стратификация при 5° не способствовала прорастанию семян в тепле (был лишь 1% всходов). Однако зародыши, извлеченные из непроросших семян, за 10 дней в тепле на свету дали 100% всходов, а в темноте за 26 дней — 90% всходов.

Семена последующих проб, находившихся 3.5—4 месяца в условиях холодной стратификации при 5°, не прорастали в тепле, но зародыши, извлеченные из этих семян, полностью прорастали за 10 дней как на свету, так и в темноте. Таким образом, в процессе стратификации при 5° зародыши выходят из состояния покоя. Непрорастание же неповрежденных семян связано с наличием покровов, которые оказывают тормозящее воздействие на рост зародыша.

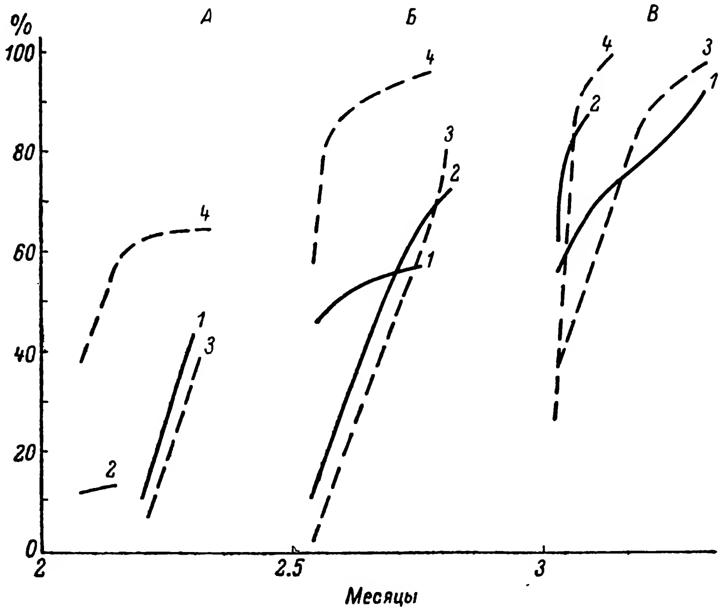


Рис. 2. Ход прорастания семян клена татарского в зависимости от внешних и внутренних, факторов.

Прорастание семян без околоплодника (*1* и *2*) и с нарушенной кожурой (*3* и *4*): *1* и *3* — при 0—3°; *2* и *4* — при 15—20°; сроки холодной стратификации: *А* — 2 месяца, *Б* — 2.5 месяца, *В* — 3 месяца. *По оси ординат* — процент прорастания; *по оси абсцисс* — длительность стратификации.

При проращивании семян клена татарского без околоплодников и с нарушенными покровами при 15—20° после двухмесячной холодной стратификации процент всходов значительно повысился по сравнению с неповрежденными семенами (рис. 2, *А*). Еще лучшие результаты были получены после 2.5 и 3 месяцев холодной стратификации (рис. 2, *Б* и *В*). Дальнейшее увеличение длительности холодной стратификации не влияло на прорастание семян в тепле, так как к этому времени они полностью вышли из состояния покоя и на холоду дали 89% всходов.

Данные о прорастании семян клена ясенелистного при разной температуре в зависимости от сроков холодной стратификации представлены в таблице.

Из этой таблицы видно, что для семян клена ясенелистного, имеющих неглубокий покой, оптимальной температурой проращивания, как и для семян клена татарского, является 10°.

Проращивание семян без околоплодников после непродолжительной холодной стратификации не дало положительных результатов. Так, после месяца холодной стратификации семена в тепле (при 15—20°) дали лишь 30% всходов. Прорастание семян без околоплодников сильно задерживается при проращивании их при 0—3°. За 15 дней в этих условиях

Прорастание семян клена ясенелистного при разной температуре в зависимости от длительности холодной стратификации

Состояние семян до проращивания	Температура стратификации (в °С)	Температура проращивания (в °С)	Процент прорастания				
			длительность стратификации (в месяцах)				
			0.5	1	1.5	2	3
В околоплодниках	0—3	0—3	0	0	10	42	59
		10	4	11	5	78	79
		15—20	0	20	16	27	60
		25	0	0	5	20	29
В околоплодниках	5	15—20	1	7	25	64	46
Без околоплодников	0—3	0—3	2	66	—	—	—
		15—20	28	30	—	—	—

проросло лишь 2% семян, в то время как в тепле (15—20°) за этот период проросло 28%. Таким образом, семена, освобожденные от околоплодника, при температуре 15—20° начинают быстро прорастать, в то время как при 0—3° они прорастают плохо и период их прорастания сильно растянут. Непроросшие зародыши, как правило, на холоде погибают.

Наши исследования показали, что семена кленов татарского и ясенелистного способны прорастать гораздо раньше положенных сроков холодной стратификации, если их проращивать при оптимальной температуре. Такой температурой для семян этих растений является 10°. Она намного выше температуры холодной стратификации. Проращивание семян при оптимальной температуре значительно сокращает срок холодной стратификации и ускоряет прорастание семян в 1.5—2 раза.

ЛИТЕРАТУРА

Юдин В. Г., Е. Н. Полякова. (1967). Значение покровов и температурных условий в прорастании зародышей клена. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 18.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 VII 1969).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4 : 552.71

M. M. Jankovič. Fitoekologia s osnovama fitocenologije i pregledom tipova vegetacije na zemlji. «Naučna knjiga» Beograd, 1967 : 550 (**М. М. Янкович.** Фитоэкология с основами фитоценологии и обзором типов растительности земного шара. Изд. «Научная книга», Белград, 1967).

O. S. GREBENSHCHIKOV. *M. M. JANKOVICH.*
PHYTOECOLOGY WITH FUNDAMENTALS OF PHYTOCOENOLDOY
AND A SURVEY OF THE TYPES OF VEGETATION OF THE GLOBE. 1967

Рецензируемая книга, опубликованная на сербскохорватском языке, написана профессором Белградского университета М. М. Янковичем, одним из наиболее видных ботаников Югославии. Янкович — автор многих трудов и статей по экологии и фитоценологии растительного покрова Югославии, неутомимый исследователь растительности своей страны.

Книга состоит из введения и трех обширных частей и содержит 550 стр. Первая часть посвящена аутэкологии растений (188 стр.), вторая — фитоценологии или фитосинэкологии (эти два термина автор считает синонимами), т. е. экологии растительных сообществ (117 стр.), а третья — обзору растительных сообществ земного шара. Таким образом, Янкович несколько приближается к широкому, распространенному в англо-американских странах понятию экологии, обнимающему и геоботанику в нашем смысле, и фитогеографию.

Книга уже выдержала два издания. Она представляет несомненно выдающийся труд и как научная сводка, и как педагогическое пособие. Однако, как это часто бывает, труд, опубликованный на малодоступном у нас и за рубежом языке, остался для наших ботаников почти неизвестным. Тем важнее познакомить советских читателей с его содержанием, остановившись и на некоторых основных взглядах автора.

Размер книги продиктован в основном объемом курса фитоэкологии в университете, и многие ее разделы повторяют материал, ставший уже давно фундаментом знаний в этой области. Но поскольку она является первым опубликованным в стране руководством по экологии, автор старался расширить содержание курса, осветить некоторые побочные вопросы и по существу превратить книгу в сводку основных современных знаний по экологии, геоботанике и фитогеографии, интересную не только для студентов, но и для ученых-специалистов. Геоботанику и фитогеографию автор считает различными аспектами той же экологии, так как закономерности распределения отдельных растений и фитоценозов основаны на их взаимоотношениях со средой и населяющими ее организмами.

В введении освещены основные понятия экологии, рассматривается отношение организмов к внешней среде, указываются главные факторы и принципы адаптации. Описаны основные жизненные формы растений, подчеркнута экологическая сущность процессов размножения и распределения организмов. Изложены также основные понятия биогеографии. Показано значение исторических факторов. В конце дан обзор развития фитоэкологии как науки.

I часть посвящена экологическим типам растений; здесь описываются отдельные экологические факторы. В разделе о климате рассматриваются макроклимат, местный климат, микроклимат, экоклимат (комплекс климатических условий, обусловленных структурой растительного сообщества). Много внимания уделяется фактору света, поскольку сам автор занимался изучением светового режима в различных типах горной растительности. Выделены типы растений, предъявляющие различные требования к освещенности. Рассматриваются вопросы, связанные с интенсивностью освещения, его значением для фотосинтеза, формообразующим и ориентирующим действием света. Очень обстоятельно изложены данные о температурном факторе, его значении в жизни и распространении растений, его физиологическом действии. В связи с фактором тепла рассмотрены жизненные формы растений и фенологические явления. Приведены сведения о радиационном балансе, о типах радиации и излучения. Здесь же излагаются вопросы термического режима местообитания, растительного покрова и отдельных растений (при этом использованы и богатые материалы самого автора).

Следующий раздел посвящен воде и влаге как экологическому фактору. Характеризуется водный режим растений, описаны процессы поглощения и отдачи воды растениями, дается представление о роли воды в субстрате и атмосфере в различных типах местообитания и в разных фитоценозах. Много внимания уделено формообразующему влиянию водного режима. Рассматриваются особенности ксерофитов и их среды. Автор дает свою классификацию типов ксерофитов и характеризует все выделенные им группы. Более кратко освещаются свойства психрофитов, криофитов и мезофитов. Подробнее описаны особенности гигрофитов и водных растений, экологией которых автор много занимался.

В небольшом разделе об атмосфере даются сведения о химическом составе воздуха, в частности о содержании CO_2, о наличии ядовитых для растений веществ, о влиянии ветра.

Очень обширный раздел (66 стр.) отведен почве как комплексу экологических факторов. Рассмотрены основные факторы почвообразования и развития почв, их состав и свойства, роль живых организмов в почве, биологические циклы круговорота веществ. Далее излагаются сведения о генезисе и структуре почв (в профиле), дан обзор основных типов почв. Описаны взаимоотношения растений с почвой, отмечена связь определенных видов с ее химическими и физическими свойствами; дается представление о кальцефилах, псаммофитах и галофитах (разработана классификация последних).

Следующий раздел посвящен биотическим факторам и взаимовлияниям растений (сапрофитизм, паразитизм, аллелопатические явления). Рассматривается роль животных в жизни растений, а также антропогенные влияния (в этой части затронуты и вопросы охраны природы).

Во II части излагаются сведения по фитоценологии (фитосинэкологии). Здесь речь идет об основных понятиях биоценологии, об организации биоценозов во времени и пространстве и их изменчивости. Описан круговорот веществ в пределах экосистем различного типа и цепи питания в биоценозах.

Обсуждая принятое на западе деление фитоценологии на морфологию, синэкологию, физиологию, сингенетику, синхорологию, систематику и синхронологию, автор считает, что хотя такое деление и отражает всю сложность явлений в фитоценозах, но имеет и существенные недостатки. Прежде всего оно почти полностью совпадает с делением на дисциплины, изучающие отдельные организмы, и пренебрегает совершенно особым характером ценозов, которые нельзя рассматривать как организмы. Не согласен автор и с представлением о синэкологии как отдельной отрасли фитоценологии; он считает, что биоценозы (фитоценозы) — явления экологические, и все жизненные процессы, в них протекающие, имеют экологический характер. Группирование организмов в ценозы — результат их приспособления к внешней среде. Сам автор излагает материал по следующим разделам: структура и физиономия фитоценозов; динамика сообществ и растительного покрова в целом; классификация растительных сообществ. К этим разделам добавлена глава об основных закономерностях распространения растительности на земле и глава, посвященная некоторым актуальным и дискуссионным проблемам фитоценологии.

В разделе о структуре и физиономии фитоценозов рассматриваются их обычные аналитические и синтетические признаки, на которых мы не будем останавливаться, а также популяционный состав, понятия синузий, консорций и микрофитоценозов. Обсуждается также понятие фитоценотипов и дается обзор их классификаций (по Браун-Бланке и Павияру, Сукачеву, Быкову и др.).

Раздел о динамике посвящен «организации ценозов во времени», природе их изменений; здесь дается обзор типов смен и сукцессий (по Сукачеву, Клементсу, Раменскому, Александровой и др.).

Излагая принцип классификации, автор выделяет два основных направления: классификацию местообитаний, или фитотопологическое направление (по его мнению, недостаточно биологическое; здесь он ссылается на Раменского, Погребняка и др.), и классификацию, построенную на особенностях самих растительных сообществ, конечно, при обязательном учете особенностей местообитания. Он считает, что, руководствуясь последним принципом, исследователи правильно подойдут и к классификации экосистем (вмещающих и биотоп).

Обсуждается концепция ассоциаций различных школ, их дедуктивный и индуктивный подход в классификации. При дедуктивном подходе (Брокман-Ерош и др.) слабо разрабатываются низшие единицы, при индуктивном подходе — единицы высшего ранга (Браун-Бланке). При физиономическом подходе, по мнению автора, пренебрегают флористическими и генетическими особенностями ценозов. Наиболее современным и практичным, по Янковичу, является все же флористический принцип классификации, исходящий из того, что состав ценозов бывает, как правило, и индикатором среды. Детально разработанную систему Браун-Бланке (в Югославии — систему И. Хорвата) следует, однако, принимать с существенными оговорками, не фетишизируя характерные виды, а руководствуясь в некоторых случаях и эдификаторами, доминантами и различиями в условиях среды. Номенклатура единиц, способ их наименования, методика обработки многих описаний для установления новых ассоциаций, статистическая обработка сводных таблиц, ответственность автора (чье имя вместе с годом описания составляет часть номенклатуры единиц), наконец, гибкость всей системы, допускающей некоторые преобразования — все это, по Янковичу, положительные стороны швейцарско-французской школы.

В разделе о закономерностях распределения растительного покрова на земном шаре автор описывает основные природные зоны и дает им краткую характеристику. Обсуждаются вопросы об ареалах ассоциаций и их границах, понятия зональности, интразональности, азональности и экстразональности. Касаясь типов климата (по Кёппену, Вальтеру) и применения климаграмм для объяснения экологии и распространения растительных сообществ, автор указывает, что при их построении целесообразно сочетать простой и наглядный график Госсана-Вальтера с дополнительной шкалой испаряемости и коэффициентов увлажнения Н. Н. Иванова (даны примеры применения подобных климаграмм в работах автора). В этом же разделе описаны и закономерности вертикального распределения растительности (пояса, типы поясности, инверсии). В конце раздела — оригинальная глава, характеризующая общие горизонтальные и вертикальные закономерности распределения растительности в Югославии.

В главе о теоретических проблемах фитоценологии автор еще раз возвращается к вопросу о сущности фитоценозов. Понимая последние как более или менее организованные экосистемы, в которых имеют место взаимные влияния растений и среды и влияния организмов друг на друга, он выступает против концепции их «организменной» природы (в частности, против употребления термина «индивид ассоциации», связанного с той же концепцией). Однако он считает крайностью и позиции Элленберга, понимающего фитоценоз только как сочетание растительных индивидов, а ассоциацию — как абстракцию. Рассматривая вопрос о формировании новых сообществ, Янкович указывает, что их образование путем миграции отдельных видов также говорит против «организменной» природы ценозов. Автор приводит возражения и против некоторых положений западноевропейской школы, уподобляющих структуру фитоценозов структуре человеческого общества, что отражается в применении таких терминов, как «фитосоциология», виды «консерваторы», «консолидаторы», «деструкторы» и др.

Обсуждая сущность динамических явлений, Янкович считает целесообразным заменить понятие климакса понятием динамического подвижного равновесия. В противовес концепциям Клементса приводятся высказывания советских авторов — Сукачева в связи с его теорией филоценогенеза, Толмачева, отрицающего «филогению» растительных сообществ, подобную филогении отдельных видов, и Лавренко, предостерегающего от использования принципов систематики растений при классификации фитоценозов. Учитывая достоинства классификации по флористическому принципу, Янкович не считает, однако, правильным строить систему исключительно на «флористическом родстве» (т. е. на общности, на наличии одних и тех же видов), а рекомендует принимать во внимание и общность их экологической природы. Что касается вопроса об иерархическом или координационном (полиординационном) принципе классификации, то автор полагает, что следует искать такую фитоценологическую систему, которая сочетала бы оба эти принципа.

Автор полемизирует также с Хорватом в связи с недооценкой им переходных и «смешанных» фитоценозов и часто субъективного выбора предпочтительно «чистых участков» для описаний, а также по поводу понятий характерных и верных видов; вместо них в основе классификации должна быть «характерная комбинация видов», лучше отражающая условия среды.

Последняя, III, часть посвящена обзору растительности земного шара (150 страниц). Она построена по традиционному плану и изложена очень обстоятельно. Не перечисляя все ее разделы, следует указать на то, что особое внимание (большее, чем обычно принято в подобных обзорах) уделено водной растительности. В первой части этой главы описана растительность пресноводных водоемов, ее водный и световой баланс и режим, физические и химические особенности воды, вертикальное распределение температур в течение года, приведена «термическая» классификация озер, а также классификация их по степени трофности. Вторая часть главы посвящена растительности морей и океанов и главнейшим экологическим факторам, играющим роль в жизни морских организмов.

Особую ценность представляет обширный список литературы, содержащий свыше 700 названий. В конце книги имеются указатели специальных терминов и авторов. Книга иллюстрирована 214 рисунками, фотографиями и диаграммами.

В общем работа Янковича представляет очень ценный вклад в ботаническую литературу. Она имеет не только первостепенное значение как учебное руководство для вузов Югославии, но благодаря широте охвата многих теоретических вопросов и наличию оригинальных материалов представляет интерес и для советских читателей. Учитывая совершенно недостаточное количество у нас современных руководств по экологии растений, следовало бы подумать о переводе книги на русский язык.

О. С. Гребенщиков.

Институт географии и
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 5 III 1970).

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55 : 581.526.426

В. Г. Карпов. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Изд. «Наука», Л., 1969 : 1—335.

A. M. GRODZINSKY AND V. P. IVANOV. *V. G. KARPOV.*
THE EXPERIMENTAL PHYTOCOENOLOGY OF THE DARK CONIFEROUS TAIGA

В советской геоботанике возникло и начинает успешно развиваться экспериментальное направление, имеющее целью углубленное изучение причинных связей и зависимостей, которые определяют облик и все изменения в растительном сообществе. Использование эксперимента знаменует собой новую качественную ступень и в сочетании с описательными маршрутными и стационарными исследованиями открывает широкие перспективы в познании фитоценотических закономерностей в растительном сообществе.

Вместе с тем в этом деле, как и в любом новом начинании, еще много неясного и трудного, и прежде всего это касается методики эксперимента в естественном фитоценозе.

Существующие методы физиологии, биохимии и экологии растений чаще всего рассчитаны на изучение условий жизнедеятельности и особенностей метаболизма отдельного, изолированного от сообщества растения. Разумеется, прямое применение этих методов для изучения жизни и взаимоотношений между растениями в сложном сообществе очень часто оказывается малоэффективным. Следовательно, необходимы поиск и разработка специфических экспериментальных методов и приспособление для этих целей методов сопредельных наук.

С другой стороны, для дальнейшего прогресса в области экспериментальной геоботаники исключительно важно накопить побольше фактов опытами в природе и обобщить их с тем, чтобы определить основные направления и задачи дальнейших исследований.

Этим целям служит, на наш взгляд, работа В. Г. Карпова, которую он посвятил светлой памяти Владимира Николаевича Сукачева — инициатора и организатора экспериментальных исследований в области фитоценологии и биоценологии в Советском Союзе. Работы Карпова давно широко известны геоботаникам, экологам, лесоводам и другим специалистам, изучающим вопросы биогеоценологии, особенно в лесных сообществах. Весьма ценным в исследованиях Карпова и его деятельных учеников является экспериментальный подход и работа на постоянных многолетних стационарных участках в природных условиях, необходимость которой признают многие, но осуществляют далеко не все современные геоботаники. Карпов известен как способный ученик В. Н. Сукачева, творчески развивающий его идеи и создавший самостоятельную линию исследований. Следует приветствовать выход в свет обобщающего труда, в котором сосредоточены результаты его многолетних исследований взаимоотношений между растениями в темнохвойной тайге. Тематика этих работ является очень актуальной, так как до осуществления более или менее глубоких экспериментов Карпова основные закономерности фитоценотических отношений постулировались преимущественно на основе маршрутных обследований, опыта лесоводов или же абстрактных рассуждений.

Обширный экспериментальный материал используется автором для освещения узловых вопросов фитоценологии лесов таежной зоны; в частности, в книге рассматривается значение факторов, регулирующих состав и численность видовых популяций в лесных сообществах. Карпов особое внимание уделяет формам взаимных отношений между растениями в лесных фитоценозах, рассматривая их в соответствии с известной схемой В. Н. Сукачева. Среди трансабиотических взаимодействий наибольшее значение он придает конкурентным отношениям и меньшее — средообразующим и аллелопатическим влияниям. Трансбиотические и контактные взаимодействия между растениями изучены сравнительно мало, и Карпов лишь упоминает о них в начале книги.

Теоретические представления о конкуренции и других формах взаимодействия между растениями, развиваемые автором в книге, в основном соответствуют концепциям по данному вопросу, которые существуют в современной литературе. Очевидно, заслуживает полного одобрения мнение автора, что первостепенное значение в определении характера растительности, преобладания тех или иных видов имеют взаимоотношения, которые складываются при недостатке нужного или избытке вредного фактора жизни. Действительно, именно эти формы взаимодействия в большей степени, чем аллелопатия, взаимообмен питательными веществами через корни, симбиоз или паразитизм и т. д., определяют все стороны жизни естественного фитоценоза. И это прекрасно доказывается огромным экспериментальным материалом Карпова о значении водного, светового, питательного режимов для развития сообществ темнохвойной тайги.

Автор весьма детально анализирует взаимоотношения между взрослыми деревьями и подростом ели, рассматривая при этом механизмы регуляции прорастания семян и численности всходов ели обыкновенной, элиминации в последующих возрастных стадиях, влияние взрослых деревьев на рост, формообразовательные процессы, продукцию органического вещества и ритм сезонного развития сеянцев ели.

Далее приводится экспериментальный анализ взаимных отношений между взрослыми деревьями и подростом широколиственных пород, главным образом дуба. Здесь также рассмотрено возобновление и развитие молодого подроста под влиянием взрослых деревьев. Описание этих двух типов фитоценозов проводится в аспекте многовековых смен лесного покрова и завоевания экотопов елью. Этот процесс, несмотря на лучшие показатели продуктивности и усвоения лучистой энергии дубом, идет в пользу еловых сообществ. Причину автор видит в катастрофической деградации дубрав, которая может происходить при внедрении мелколиственных пород, затрудняющих семенное возобновление дуба и облегчающих внедрение и победу ели. Здесь подчеркивается роль корневой конкуренции и то, что при анализе фитоценотических отношений нельзя ограничиваться только оценкой ассимиляционной деятельности и расчетом баланса органических веществ. В природных сообществах должны быть выявлены и учтены зависимости продуктивности фотосинтеза от освещенности и взаимодействий в сфере корневых систем в пределах вполне определенных типов сообществ и отвечающих им условий местопроизрастания.

Почти треть книги посвящена экспериментальному анализу взаимных отношений между деревьями и растениями нижних ярусов в сообществах тайги. Приведен обширный научный материал о численности и видовом составе живых семян в почве целой серии изученных фитоценозов и данные о влиянии экологических и биотических факторов на прорастание семян и численность всходов трав и кустарничков. Очень подробно и изящно описаны механизмы элиминации пионерных и неморальных видов под пологом доминирующих пород.

Почти все изученные и описанные в книге процессы развития и смены растительных сообществ Карпов объясняет проявлением конкуренции. В этой связи вполне закономерно появление специальной главы, посвященной экологическим аспектам конкуренции между растениями в сообществах тайги из-за лучистой энергии, почвенной влаги, из-за элементов минерального питания, а также о взаимодействии факторов конкуренции.

Можно уверенно сказать, что подобная сводка об экологическом взаимодействии растений появляется в нашей литературе впервые. Она имеет не узкое значение для познания фитоценологии определенных типов растительности, но и позволяет делать обобщения и экскурсы в другие географические районы и области смежных наук.

Следует остановиться на отношении автора к понятию «конкуренция». Карпов отмечает в книге, что «конкурентные отношения между растениями трактуются в литературе иногда весьма широко» (стр. 12) и сам дает следующее определение: «Под конкуренцией обычно понимаются взаимные или односторонние отрицательные влияния одних растений на другие, возникающие на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местообитания, находящихся в экологическом минимуме» (стр. 13). Нам представляется, что в книге надо было бы больше внимания уделить критическому разбору этого термина и содержания понятия «конкуренция». Не говоря уж об его антропоморфическом звучании, очень трудно представить себе сходство в механизме конкуренции за свет, воду или питательные вещества. Очевидно, что если конкуренция и существует как природное явление, то оно очень нуждается в дифференциации и определении.

В фитоценозах выигрывают также растения, способные не только лучше использовать наличные необходимые условия или стойко переносить их недостаток, но и обладающие большей стойкостью против неблагоприятного, так сказать — ненужного условия. Таким образом, логически понятие «конкуренция» сводится к «борьбе за существование», к выживанию наиболее приспособленных и т. д., т. е. к понятиям чисто качественным и умозрительным, не поддающимся количественному определению и измерению.

Следовательно, термин «конкуренция», который автор и многие другие геоботаники свободно применяют «для описания и анализа вполне определенных фитоценотических ситуаций и форм взаимных отношений между растениями в сообществе», охватывает массу разнородных явлений и процессов и в конечном итоге не поддается объективному выражению и измерению. Здесь автор как бы переходит из области точных научных положений к интуиции, в сферу подсознательного.

Не удивительно поэтому, что в книге имеются такие выражения: «...выпад из состава травяно-кустарничкового яруса фитоценозов черничной серии многих лесных видов, в том числе и растений неморального комплекса, обусловливается не недостатком в подзолистых почвах питательных веществ, а прежде всего таким фактором, как конкуренция со стороны корней деревьев» (стр. 256). Здесь конкуренция из-за питательных веществ отрывается от недостатка питательных веществ и начинает некое самостоятельное существование, хотя трудно понять, как может действовать конкуренция за питательные вещества, не вызывая хотя бы временного, локального недостатка их.

Оценивая в общем очень высоко экспериментальную работу, проделанную Карповым и его сотрудниками, мы должны также сделать следующее замечание. В опытах с обрубкой корней не учитывалось то обстоятельство, что обрубленные корни оставались в почве и, перегнивая, могли обогащать почву питательными веществами, физиологически активными соединениями и изменять состав и активность почвенной микрофлоры. Вполне возможно, что в ряде случаев (при высокой влажности почвы и достаточном обилии питательных веществ) обрубка корней взрослых деревьев стимулировала рост трав и подроста не из-за устранения конкуренции, которой можно было бы пренебречь, а именно вследствие стимулирующего действия физиологически активных веществ.

Мы не разделяем пессимистического вывода Карпова о том, «что аллелопатические факторы играют несоизмеримо меньшую роль в подборе видового состава и регуляции численности видовых популяций в сообществе, чем конкуренция между растениями из-за света, влаги и питательных веществ почвы» (стр. 24). Как показывают многочисленные объективные наблюдения и точные исследования, аллелопатия в лесных сообществах в отдельных случаях играет очень важную роль (работы А. И. Ахромейко, И. Н. Рахтеенко, М. В. Колесниченко и др.). По-видимому, некоторые явления, описываемые сейчас как конкуренция, фактически обязаны действию физиологически активных веществ, поступающих из подстилки, опавших листьев и т. п. Вполне возможно, что растения способны к взаимному «узнаванию» в фитоценозе при помощи экскретированных метаболитов. Это проявляется, например, в том, что семена трав при наличии лесной подстилки могут лежать в почве многие годы как бы в «заторможенном» состоянии и быстро прорастают при удалении подстилки.

И, наконец, в свете последних данных об интенсивном обмене мечеными метаболитами, питательными ионами и водой, который происходит между совместно произрастающими растениями, в понятие конкуренции необходимо внести существенные поправки.

Эти замечания нам хотелось бы высказать как повод для будущих дискуссий, ибо мы солидарны с тезисом Карпова о том, что «большинство исследований, посвященных изучению конкуренции..., в основном сводится к описанию результатов ее воздействия на рост и плотность видовых популяций в сообществе. Сам процесс конкуренции, ее биологические и физиологические механизмы изучаются явно недостаточно».

Помимо большой ценности как обобщение огромного оригинального экспериментального материала книга В. Г. Карпова является хорошей критической сводкой литературы по данному вопросу. В ней рассмотрены 321 русская и 140 иностранных работ; особенное внимание уделяется вопросам методики и определению направлений дальнейших исследований.

Мы уверены, что рецензируемая книга войдет в число лучших монографий, составляющих золотой фонд советской науки.

А. М. Гродзинский и *В. П. Иванов.*

**Центральный республиканский ботанический сад
Академии наук УССР, Киев
и
Институт физиологии растений
Академии наук СССР, Москва.**

(Получено 14 IV 1970).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9

ВЕРА ДАНИЛОВНА АЛЕКСАНДРОВА (К 60-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

B. N. NORIN, N. P. GURICHEVA A. J. M. BELORUSOVA. VERA DANILOVNA ALEXANDROVA (FOR HER 60TH BIRTHDAY)

Исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет с начала трудовой деятельности крупного советского геоботаника Веры Даниловны Александровой, известного исследователя растительного покрова Арктики.

Вера Даниловна родилась 30 августа 1910 г. в Петербурге в семье педагогов. В 1928 г. она поступила на биологический факультет Ленинградского университета. Первоначально В. Д. хотела специализироваться в области генетики растений и, будучи студенткой, в 1930 г. работала техником в отделении Всесоюзного института растениеводства в Детском Селе (ныне г. Пушкин). Однако специализация по генетике в университете была в тот период упразднена и В. Д. решила посвятить себя геоботанике. В 1931 г., будучи студенткой 3-го курса, она приняла участие в работе Новоземельской экспедиции Комсеверопути по обследованию оленьих пастбищ. Поездка на север определила ее дальнейшую судьбу. В. Д. «заболела Арктикой» и сделала свой окончательный выбор в науке.

В 1932 г. она опубликовала первую печатную работу о летних кормах оленя на Новой Земле.

Как научный сотрудник Всесоюзного арктического института (с 1932 по 1937 г.) и Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства (с 1937 по 1938 г.) В. Д. в течение ряда лет занималась изучением растительности Арктики, проведя несколько летних сезонов и две зимовки на Новой Земле и Таймыре. Начав с общих геоботанических обследований, которые были необходимы для инвентаризации оленьих пастбищ, она перешла впоследствии к более углубленному исследованию строения надземной и подземной части растительных группировок, экологии растений, сезонной динамики и биологической продуктивности арктических тундр.

С 1939 по 1940 г., работая в Лабинской экспедиции Гипролестранса, а затем во Всесоюзном институте растениеводства, В. Д. продолжала исследования по арктической тематике. Так, в 1940 г. ею была опубликована монография «Кормовая характеристика растений Крайнего Севера».

В 1940 г. В. Д. стала сотрудником кафедры геоботаники Ленинградского университета и приняла участие в геоботанических исследованиях, проводившихся В. Н. Сукачевым в заповеднике «Лес на Ворскле». Находясь в эвакуации (с 1942 по 1944 г.) как научный сотрудник Хоперского заповедника, В. Д. составила описание его растительности и провела важное в то время изучение биологии травзадернителей территории аэродромов. Эта работа была отмечена медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».

В 1945 г. В. Д. поступает в аспирантуру Арктического института и в 1948 г. успешно защищает кандидатскую диссертацию на тему «Растительность южного острова Новой Земли между 70°56′ и 72°12′ с. ш.».

В 1949—1952 гг., работая в Институте леса АН СССР, В. Д. приняла участие в Комплексной экспедиции АН СССР по вопросам полезащитного лесоразведения. Ею обследована трасса государственной лесной полосы Воронеж — Ростов на участке Вешенская — Ростов. Затем она работала в Южнодубравном отряде экспедиции на территории Волго-Доно-Манычского междуречья. В. Д. особенно интересовалась комплексностью растительного покрова в степных лесонасаждениях и его динамикой. Этим вопросам она посвятила ряд опубликованных работ. В 1953 г. В. Д. стала научным сотрудником Ботанического института АН СССР и в 1954—1955 г. возглавила геоботанические исследования в равнинной части Алтайского края по программе Особой комплексной экспедиции Академии наук СССР по обследованию целинных земель.

В 1956 г. В. Д. вновь вернулась к северной тематике. Она обследует труднодоступные уголки Арктики на Земле Франца-Иосифа и Новосибирских островах, совершает экспедиционные поездки в восточноевропейскую тундру и на Западный Таймыр.

В 1964 г. В. Д. успешно защитила по совокупности работ докторскую диссертацию. В своем обобщающем докладе «Арктические тундры СССР» она рассмотрела ряд принципиальных вопросов: о разграничении тундр и полярных пустынь как типов растительности, о широтной зональности и вертикальной поясности, о динамике растительного покрова в подобласти арктических тундр, структуре и сезонной ритмике растительных группировок тундры и т. д.

Восстанавливая широкую трактовку арктических тундр, В. Д. предельно суживает область полярных пустынь, относя к последней только перигляциальные территории высоких широт Арктики: часть северного острова Новой Земли, Землю Франца-Иосифа, Северную Землю, о-ва Де-Лонга, а в зарубежной Арктике — северо-восточные острова Шпицбергена и перигляциальные участки северных островов Канадского архипелага. Полярные пустыни, имеющие биополярное распространение, по В. Д. Александровой отличаются от арктических тундр отсутствием сомкнутости подземных органов растений и связанной с этим очаговостью гумусового горизонта почвы, господством синузий накипных лишайников, отсутствием бореального элемента флоры и рядом других признаков. Концепция В. Д. получила признание и используется в работах советских специалистов при изучении ландшафтов высокоширотной Арктики. Внутри арктических тундр разграничение южного и северного вариантов она также основывает на ряде признаков. Подобным же образом рассмотрены признаки, отличающие тундры арктические и тундры субарктические.

Такие обобщения стали возможны благодаря огромным по объему и скрупулезнейшим исследованиям, проведенным Александровой, ее обширной эрудиции и таланту. В. Д. провела несколько зимовок в Арктике, что позволило ей понять целый ряд явлений в тундровом ландшафте, анализ которых был невозможен для большинства исследователей, работавших лишь в летний период. Только зимние наблюдения позволили ей разобраться, например, в генезисе пятнистых тундр. Большую ценность представляют также работы В. Д. по изучению подземной структуры и сезонной динамики тундровых сообществ, в которых она показала ясно выраженные смены аспектов, существующие несмотря на краткость периода вегетации.

В. Д. явилась пионером в изучении строения и особенностей фитомассы, накапливаемой сообществами арктической тундры. Ее работа по этому вопросу, опубликованная в 1958 г., стала методическим руководством для подобных исследований в тундровых сообществах.

Нельзя не отметить большой практической ценности серии трудов В. Д. Александровой о растительности тундр как кормовой базы оленеводства и кормовых свойствах растений Крайнего Севера. Сводка о кормовых растениях Крайнего Севера, составленная ею в 1940 г., а затем кардинально переработанная и расширенная в 1964 г., является важнейшим пособием для широкого круга работников, занимающихся проблемами животноводства на Крайнем Севере.

Интерес к теоретическим вопросам геоботаники проявился у В. Д. еще в 1948 г., когда она опубликовала критику учения Клементса о климаксе. К разбору понятия «климакс» она возвращается и в дальнейшем (1964, 1969). Перу В. Д. принадлежит первая в отечественной литературе работа, содержащая анализ растительного сообщества с точки зрения некоторых идей кибернетики (1961). Она сделала также вклад в разработку проблемы развития в геоботанике (1962) и в проблему выделения фитоценозов в растительном континууме в связи с единством непрерывности и дискретности в растительном покрове (1965, 1966). Две работы она посвятила методу моделирования в фитоценологии (1969. 1970). В. Д. проанализировала соотношение понятий экосистемы и биогеоценоза (1969).

Обширная эрудиция В. Д. Александровой, ее способность к систематизации и обобщению огромного количества разнородной информации позволили ей написать крупные сводки по теоретическим вопросам геоботаники. Так, для труда «Полевая геоботаника» ею написан раздел, посвященный изучению смен растительного покрова, с широчайшим охватом литературы по этому вопросу. Ее монография «Классификация растительности» представляет первую в СССР обширную обзорную работу, содержащую критический разбор этой проблемы и излагающую принципы классификации и классификационные системы различных геоботанических школ.

Особо следует отметить талант В. Д. как автора научно-популярных книг, посвященных роли растений в природе и в ее преобразовании. Одна из ее книг «Сила земли (рассказы о почве)», изданная в 1958 г., переведена на эстонский и белорусский языки.

Работающие с Верой Даниловной в лаборатории и в поле знают ее как жизнерадостного человека с огромным зарядом оптимизма, легко переносящего трудные условия экспедиционной работы на Крайнем Севере. При работе в высоких широтах Арктики она не раз попадала в такие ситуации, которые требовали большого мужества и хладнокровия. Чрезвычайно отзывчивый человек, В. Д. охотно приходит на помощь и радуется успехам своих товарищей по труду.

Мы ждем от Веры Даниловны, полной творческих замыслов, новых крупных вкладов в науку о витасфере Земли и ее важнейшем компоненте — растительном покрове.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Д. АЛЕКСАНДРОВОЙ

1932

Летний корм оленей на Новой Земле. Хозяйство Севера, 1—2 : 128—129.

1935

Летний корм оленей на Гусиной Земле (Новая Земля). Тр. Аркт. инст., 22 : 35—50.

О нахождении на Новой Земле *Sieversia glacialis* R. Br. Тр. Аркт. инст., 22 : 51—54, 1 карта, 1 рис.

1937

О зимнем питании домашнего оленя на Новой Земле. Сов. оленеводство, 9 : 127—139.

Оленеводство на Новой Земле и перспективы его развития. Пробл. Арктики, 2 : 71—87, 1 карта.

Оленеводство на Новой Земле. Природа, 4 : 79—90, 1 карта, 5 рис.

Тундры правобережья реки Попигай. Тр. Аркт. инст., 63 : 181—207, 1 карта.

Физико-географический очерк Новой Земли. В сб.: Новоземельская экскурсия, 1, изд. Главсевморпути, Л. : 29—75, 14 рис. (Совместно с А. И. Зубковым).

1940

Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. Тр. Н.-и. инст. полярн. землед., животновод. и промысл. хоз., сер. оленеводство, 11 : 1—95.

1945

Краткий очерк растительности Новой Земли по линии пересечения залив Рогачева—бухта Савина. Пробл. Арктики, 5—6 : 89—109, 1 карта.

1946

Растительный покров острова Междушарского (Новая Земля). Пробл. Арктики, 5 : 50—82, 1 карта, 3 рис.

[Реферат] A. E. Porsild. The alpine flora of the east slope of Mackenzie Mountains. Northwest Territories. Bull. Nat. Mus. Canad. 101. 1945. (А. Е. Порсильд. Альпийская флора восточного склона гор Мекензи. 1945). Пробл. Арктики, 1 : 65.

1948

Учение Клементса о климаксе. Бот. журн., 33, 5 : 536—544.

1950

Лес в степи. М. — Л. : 1—99, 66 рис.

Новые данные о флоре южного острова Новой Земли. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 55, 4 : 76—85.

О содержании понятия «полярная пустыня» как тип растительности. Природа, 9 : 34—36.

1951

[Государственная защитная лесная полоса Воронеж—Ростов-на-Дону] Пб. Участок Вешенская—Ростов. Тр. Компл. научн. экспед. по вопр. полезащ. лесоразвед., 1, 1 : 85—118, 2 карты, 2 рис. (Совместно с Г. В. Заниным и Л. А. Летковым).

Растительность Гренландии. Природа, 10 : 61—65, 4 рис.

1952

Карта растительности Африки м. 30 000 000. В кн.: А. С. Барков. Физическая география частей света. Африка. М. 1953. (Совместно с А. И. Зубковым, под ред. Е. М. Лавренко).

1953

Засорители лесных посадок на территории Доно-Волго-Манычского междуречья. Тр. компл. научн. экспед. по вопр. полезащ. лесоразвед. 2, 8 : 254—282, 1 карта, 1 рис. (Совместно с Н. П. Павловой).

Лес в степи. Второе, переработанное изд. М. — Л. : 1—127, 87 рис.

О границах растительных подзон в низовьях р. Яны. Изв. ВГО, 85, 1 : 98—101.

Природное районирование территории создания дубовых насаждений на юго-востоке европейской части СССР. Тр. Компл. экспед. по вопр. полезащ. лесоразвед., 2, 8 : 7—78, 1 карта, 8 рис. (Совместно с А. С. Кесь и В. С. Шумаковым).

Экспликация к карте растительности Африки. В кн.: А. С. Барков. Физическая география частей света. Африка. М. : 317—319. (Совместно с А. И. Зубковым, под ред. Е. М. Лавренко).

1954

Краткий очерк растительности вдоль Дона от Воронежа до Ростова-на-Дону. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 9 : 545—577, 1 карта, 2 рис.

О комплексности в растительном покрове искусственных лесонасаждений юго-востока европейской части СССР. Бот. журн., 39, 1 : 58—75, 8 рис.

1955

Природное районирование территории освоения новых земель в Алтайском крае. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2 : 69—72, 1 карта. (Совместно с Г. В. Заниным, В. И. Кравцовой и П. И. Шаврыгиным).

Растения-хищники. М.—Л. : 1—49, 39 рис.

Физико-географическая характеристика территории освоения целинных и залежных земель в Алтайском крае. Изв. ВГО, 87, 3 : 205—219, 1 карта, 4 рис. (Совместно с Г. В. Заниным).

1956

Повреждение дуба заморозком 9 мая 1952 г. в Сальской даче. Сообщ. Инст. леса АН СССР, 6 : 34—44, 4 рис.

Предварительные результаты геоботанического обследования территории освоения целинных и залежных земель в Алтайском крае. В сб.: Освоение целинных и залежных земель в 1954 году. М. : 62—68, 1 карта.

Растительность южного острова Новой Земли между 70°56′ и 72°12′ с. ш. Растит. Крайн. Сев. СССР и ее освоение, 2 : 187—306, 5 карт, 14 рис.

1957

Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. Тез. докл. делегатск. съезда ВБО (май 1957), 4, 2 : 3—8.

Отдел геоботаники и его роль в развитии советской геоботаники. В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. Очерки по истории Ботанического института АН СССР. М.—Л. : 143—173, 1 рис. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Травяной покров в лесных насаждениях и на степных полянах и опушках в Сальской даче Ростовской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 11 : 254—308, 1 карта, 6 рис.

Экологические ряды растительных формаций в подзоне арктических тундр. Землеведение, 4 : 208—213, 1 рис.

Traduction de la légende de la «Carte de la végétation de l'Afrique» de V. D. Alexandrova et A. I. Zoubkov (1952). In : Th. Monod. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Londres. Appendice 1 : 141—146.

1958

Некоторые закономерности размещения растительного покрова в арктической тундре. Пробл. Севера, 1 : 173—187, 1 карта, 4 рис.

Опыт определения надземной и подземной массы растений в арктической тундре. Бот. журн., 43, 12 : 1748—1761, 3 рис.

Природные районы Алтайского края (без Горно-Алтайской АО). В кн.: Природное районирование Алтайского края. М. : 161—202. (Совместно с Н. И. Базилевич, Г. В. Заниным, Л. И. Иваниной, И. И. Кармановым, В. И. Кравцовой и А. Н. Розановым).

Растительный покров и природные кормовые угодья Алтайского края (без Горно-Алтайской АО). В кн.: Природное районирование Алтайского края. М. : 135—160, 1 карта, 1 рис. (Совместно с Н. П. Гуричевой и Л. И. Иваниной).

Сила земли. Рассказы о почве. М.—Л. : 1—182, 1 карта, 58 рис.

1959

Значение работ Б. А. Тихомирова в изучении растительного покрова Севера. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 5 : 160—163.

Летние снегопады и растительность Арктики. Природа, 8 : 128.

[Реферат] E. Churchill and H. Hanson. The concept of climax in arctic and alpine vegetation. Bot. Review, vol. 24, No 2—3, 1958 : 127—191. (Е. Черчилл и Х. Хэнсон. Понятие климакса в арктической и альпийской растительности. 1958). Бот. журн., 44, 7 : 1018—1024.

1960

Академик Владимир Николаевич Сукачев (к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности). Бот журн., 45, 10 : 1568—1582.

О влиянии экспозиции нанорельефа на почвенный микроклимат и на развитие растений в арктической тундре. Тр. МОИП, 3 : 11—26, 5 рис.

Тундра. МСЭ, 9 : 565—566. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

Фенология растений и сезонные аспекты в подзоне арктических тундр. Тр. фенолог. совещания. Л. : 209—218, 2 рис.

Флора сосудистых растений острова Большого Ляховского (Новосибирские острова). Бот. журн., 45, 11 : 1659—1665.

Maa jõud. Tallin : 1—221, 48 рис.

Some regularities in the distribution of the vegetation in the Arctic tundra. Arctic, 13, 3 : 147—162, 1 карта, 5 рис.

1961

Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре. В сб.: Роль снежного покрова в природных процессах. М. : 210—230, 5 рис.

Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре Якутии. Матер. по растит. Якутии, Л. : 190—221, 8 рис.

Опыт анализа явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. Тез. докл. третьего совещ. по примен. матем. методов в биологии. Лен. гос. унив., Л. : 3—5.

Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 3 : 101—113, 1 рис.

Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике. Пробл. Севера, 4 : 59—74, 5 рис.

Сіла зямлі. Адповяданні пра глебу. Мінск : 1—178, 49 рис.

1962

О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. Пробл. бот., 6 : 148—160, 8 рис.

Проблема развития в геоботанике. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 67, 2 : 86—107.

1963

О применении идей и методов кибернетики в биологии и лесоводстве. Лесн. хоз., 5 : 16—21.

Опыт анализа явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. Сб. второй. Применение матем. методов в биологии, Л. : 37—46.

Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского. Тр. Аркт. и Антаркт. н.-и. инст., 224 : 6—36, 1 карта, 11 рис.

Смена аспектов в тундрах о. Большого Ляховского. Там же, : 37—53, 8 рис. (Совместно с Н. Г. Жадринской).

1964

Арктические тундры СССР. Доклад по опубл. работам, представл. к защите вместо диссерт. на соиск. уч. степени докт. биолог. наук. Л. : 1—43.

Изучение смен растительного покрова. В кн.: Полевая геоботаника, 3 : 300—450, 35 рис.

Кормовые растения северного оленя. В кн.: Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. М.—Л. : 10—51. (Совместно с В. Н. Андреевым).

Общий обзор кормовых растений Крайнего Севера. Введение. Там же : 5—9. (Совместно с В. Н. Андреевым и при участии Р. А. Дыдиной).

О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М. : 501—510.

Памяти Владимира Степановича Штепы. Бот. журн., 49, 5 : 750—751. (Совместно с В. В. Васильковой, С. А. Грибовой и др.).

Проблема выделения фитоценозов в растительном континууме. Прогр. и тез. докл. научн. конф., посв. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту : 15—17.

Algae — Водоросли. В кн.: Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. М.—Л. : 51—90, 8 рис.

Fungi — Грибы. Там же : 90—95, 3 рис. (Совместно с Л. И. Захаровой).

Lichenes — Лишайники. Там же : 96—137, 9 рис. (Совместно с Г. И. Каревым).

Polypodiaceae R. Br. — Папоротники. *Equisetaceae* L. C. Rich. — Хвощевые. *Lycopodiaceae* L. C. Rich. — Плауновые. *Pinaceae* Lindl. — Сосновые. *Cupressaceae* Neger — Кипарисовые. *Sparganiaceae* Endl. — Ежеголовниковые. *Zosteraceae* Lindl. — Взморниковые. *Juncaginaceae* Lindl. — Ситниковидные. Там же : 138—157, 7 рис.

Cyperaceae J. St.-Hil. — Осоковые. Там же : 214—244, 8 рис. (Совместно с В. В. Петровским).

Araceae Neck. — Ароидные. *Lemnaceae* Dumort. — Рясковые. *Juncaceae* Vent. — Ситниковые. *Liliaceae* Hall. — Лилейные. *Iridaceae* Lindl. — Ирисовые, касатиковые. Там же : 244—253, 5 рис.

Urticaceae Endl. — Крапивные. *Polygonaceae* Lindl. — Гречишные. *Chenopodiaceae* Less. — Маревые. *Portulacaceae* Lindl. — Портулаковые. *Caryophyllaceae* Juss. — Гвоздичные. *Nymphaeaceae* DC. — Кувшинковые. *Ranunculaceae* Juss. — Лютиковые. *Papaveraceae* B. Juss. — Маковые. *Cruciferae* B. Juss. — Крестоцветные. *Crassulaceae* DC. — Толстянковые. *Saxifragaceae* DC. — Камнеломковые. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные. Там же : 291—353, 39 рис.

Geraniaceae J. St.-Hil. — Гераниевые. *Oxalidaceae* Lindl. — Кисличные *Linaceae* Dumort. — Льновые. *Empetraceae* Lindl.—Шикшевые, водяниковые. *Violaceae* Juss.—Фиалковые. *Onagraceae* Lindl. — Кипрейные. *Hippuridaceae* DC. — Хвостниковые. *Umbelliferae* Moris. — Зонтичные. *Cornaceae* Link — Кизиловые. *Pyrolaceae* Lindl. — Грушанковые. *Ericaceae* DC. — Вересковые. *Vacciniaceae* Lindl. — Брусничные. *Diapen-*

siaceae Lindl. — Диапенсиевые. *Primulaceae* Vent. — Первоцветные. *Plumbaginaceae* Lindl. — Свинчатковые. *Gentianaceae* Dumort. — Горечавковые. *Polemoniaceae* Vent. — Синюховые. *Boraginaceae* G. Don. — Бурачниковые. *Labiatae* Juss. — Губоцветные. *Scrophulariaceae* Lindl. — Норичниковые. *Rubiaceae* Juss. — Мареновые. *Caprifoliaceae* Vent. — Жимолостные. *Adoxaceae* Fritsch — Адоксовые. *Valerianaceae* DC. — Валериановые. *Campanulaceae* Juss. — Колокольчиковые. *Compositae* P. F. Gmelin — Сложноцветные. Там же : 375—451, 55 рис.

The plant community as an integral system. Tenth Intern. Bot. Congress. Abstracts of papers. Edinburgh. : 284—285.

1965

К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме. Бот. журн., 50, 9 : 1248—1267, 4 рис.

Крупный центр ботанических исследований. 250 лет Ботаническому институту АН СССР. Природа, 11 : 121—123, 1 рис. (Совместно с Г. В. Аркадьевым).

Очередные задачи изучения смен растительного покрова. Пробл. соврем. бот., 1 : 206—210.

1966

К истории растительности на Новосибирских островах в послеледниковое время. Бот. журн., 51, 11 : 1580—1592, 1 карта.

О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове. В сб.: Философские проблемы современной биологии. Л. : 191—204, 2 рис.

1967

Изучение растительного покрова СССР в связи с его использованием в народном хозяйстве. Бот. журн., 52, 10 : 1485—1502.

Совещание по проблемам биогеоценологии. Бот. журн., 52, 5 : 735—741.

[Рецензия] Естественные кормовые угодья СССР. (Очерки по теории фитоценоза и методике его изучения). Сборник. Тр. Моск. общ. испытат. природы, т. 27, отд. биолог., сер. бот., М. Изд. «Наука», 1966, 224 стр., 14 рис. Бот. журн., 52, 7 : 1002—1004.

1968

Динамика растительности термокарстовых комплексов в арктической Якутии. В сб.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир : 144—146.

Об очередных задачах в области классификации растительности. В сб.: Основные проблемы соврем. геоботаники. Л. : 28—40.

1969

Витасфера Земли. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 74, 4 : 14—26. (Совместно с А. Н. Тюрюкановым).

Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л. : 1—276, 21 рис.

Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Пробл. бот., 11 : 47—60, 1 карта, 2 рис.

О методе моделирования в фитоценологии. В сб.: Количественные методы анализа растительности. Матер. второго всесоюзн. совещ. Применение количеств. методов при изуч. структ. растительности. Тарту : 15—18.

1970

Евгений Михайлович Лавренко (к 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности). Бот. журн., 55, 5 : 735—744. (Совместно с З. В. Карамышевой).

О методе моделирования в фитоценологии. Бот. журн., 55, 3 : 369—375.

Структура и продуктивность растительных сообществ высокоширотной Арктики. В сб.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. (Матер. симпоз. по изуч., рац. использ. и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайн. Севера СССР). Свердловск : 6—8.

СПИСОК КНИГ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. Д. АЛЕКСАНДРОВОЙ

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л. : 1—231.

Кормовая характеристика растений Крайнего Севера (1964). М.—Л. : 1—484.

Материалы по растительности Якутии (1961). Л. : 1—294 (член редколлегии).

Проблемы ботаники, 11. Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР (1969). Л. : 1—348.

Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2 (1956). М.—Л. : 1—509. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

Б. Н. Норин, Н. П. Гуричева и *Ж. М. Белорусова.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
и
Педагогический институт
им. А. И. Герцена,
Ленинград.

(Получено 9 VI 1970).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УДК 58 (489)

А. К. Скворцов

ПОЕЗДКА В ДАНИЮ

С 3 рисунками

A. K. SKVORTSOV. A VISIT TO DENMARK

В апреле—мае 1969 г. по приглашению университета в г. Орхус (Aarhus) я провел 4 недели в Дании. Основной целью поездки было чтение нескольких лекций о растительном покрове европейской части СССР, но благодаря любезности датских коллег я смог совершить несколько выездов в природу (в радиусе до 70—80 км от Орхуса, а также в известной мере познакомиться с организацией учебного процесса и научной работы по ботанике. Последние 10 дней своей поездки я провел в Копенгагене.

В течение последних десятилетий наши ботанические связи с Данией были не слишком широкими. Перелистывая книгу посетителей ботанического музея в Копенгагене, среди записей за последние 12—15 лет я заметил только две русские фамилии — Л. Е. Родина и Б. А. Тихомирова. Поэтому я счел своим долгом поделиться с читателями «Ботанического журнала» тем, что увидел и услышал во время поездки. Естественно, я постараюсь не повторять того, что 14 лет тому назад уже писал на страницах нашего журнала (т. 41, № 7, 1956) Б. А. Тихомиров. Все, что касается ботанических садов, парков, городского озеленения и т. п., я излагаю в отдельной заметке, помещенной в № 81 «Бюллетеня Главного ботанического сада».

Университет в Орхусе (рис. 1) был основан незадолго до последней войны (первый учебный корпус построен в 1933 г.). Сейчас университет имеет факультеты: гуманитарный, медицинский, юридический, теологический и естественнонаучный. Последний состоит из двух подразделений, по существу являющихся самостоятельными факультетами: физико-химико-математического и геолого-биологического. Дальнейшими подразделениями факультета являются институты, соответствующие нашим кафедрам.

Институт ботаники вместе с Институтом зоологии занимает небольшое трехэтажное здание, примыкающее к музею естественной истории. Учебные помещения и комнаты сотрудников небольшие, но удобные, светлые и хорошо оборудованные; каждый сотрудник имеет свою небольшую комнатку. Однако помещений институту не хватает, и развернуть ряд необходимых специальных лабораторий негде; поэтому только общий курс ботаники (первые два года) проходится полностью в Орхусе, занятия же старших курсов по специальным предметам (генетика, цитология и пр.) пока в значительной мере проходят в Копенгагенском университете. Только частично размещен в здании института и гербарий; для хранения основного фонда арендуется просторное двухэтажное помещение (300—400 м^2) в частном здании в городе. Институт физиологии растений также еще не имеет своего здания, но оно уже строится.

Директор Института ботаники Кай Ларсен (K. Larsen) — молодой энергичный профессор, начавший свою деятельность с цитологического изучения местной флоры, а затем почти целиком переключившийся на исследование флоры Таиланда. Традиция датских ботанических исследований в Таиланде возникла еще в конце XIX в. как следствие своеобразной политической ситуации: правительство Таи, из боязни английской экспансии с запада и французской — с востока, стремилось приглашать советников и специалистов только из таких малых европейских стран, как Дания. Проф. Ларсен вместе со своим сотрудником Е. Варнке (E. Warncke), а также Б. Хансеном (B. Hansen) из Копенгагена и тремя голландскими ботаниками работает над подготовкой «Флоры Таиланда». Ежегодно организуются экспедиции, на месте обеспечиваемые таиландской стороной. Предварительные результаты («Studies in the flora of Thailand») с 1961 г. регулярно публикуются в журнале «Dansk Botanisk Arkiv»; скоро начнется и публикация основного текста «Флоры». Д-р Зейденфаден (G. Seidenfaden), который начал свою деятельность как ботаник в Гренландии (ряд работ помещен в «Meddelelser om Grønland»), а затем долгое время был датским послом в Таиланде, недавно опубликовал обзор орхидных Таиланда.

Сотрудник Института ботаники лектор С. Легорд (S. Laegaard) занимается флорой Гренландии и цитосистематикой циклов *Sedum acre* и *Ficaria verna* s. l.; лектор Варнке, кроме флоры Таиланда, — также бриологией; супруги Матисен (Mathiesen) — гидроботаникой и альгологией.

Гербарий Орхусского университета сейчас насчитывает около 180 000 листов. Если судить по быстроте роста гербария (8 лет назад он имел всего 25 000 листов), то вряд ли можно сомневаться, что очень скоро Орхус будет иметь прекрасный гербарий европейского значения. Перед самым моим приездом в Орхус проф. Ларсен вернулся из двухнедельной поездки в Сицилию; при мне лектор Легорд отправился за сбором растений на две недели в Марокко. Гербарий хранится в металлических, плотно (но не герметически) закрывающихся шкафах. Для сушки имеется комнатка в подвальном этаже институтского здания, где на полу стоят два бетонных корыта с нагревательными приборами на дне, сверху затянутые железной сеткой. Гербарные прессы кладутся на эту сетку, нагревание включается на сутки и более — до полного высушивания. В качестве прокладок в прессах применяются куски толстого мягкого войлока, толстой промокательной бумаги или листы гофрированного алюминия; особенно хороши результаты при пользовании войлоком. Даже самые сочные растения (например, *Arum*, цветущие побеги *Petasites*) мне удалось здесь высушить безупречно. Никакой смены прокладок при такой сушке не требуется. Дезинсекция производится с помощью сероуглерода в небольшой камере, находящейся в этом же подвальном помещении; безопасность обеспечивается наличием хорошей вытяжной вентиляции. Для печатания гербарных этикеток имеется чрезвычайно удобный маленький полуавтоматический печатный станок. Кроме текста, на валик станка можно помещать и резиновые клише контурных карточек. Одна лаборантка совмещает заведование библиотекой института с печатанием этикеток на все гербарные сборы.

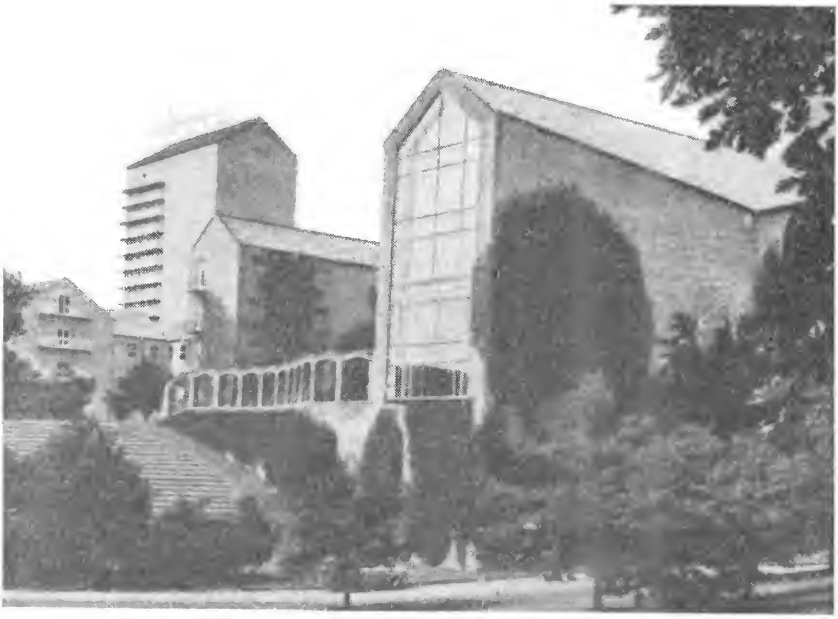


Рис. 1. Здания университета в Орхусе. На переднем плане, с окном во всю стену — актовый зал; на заднем плане слева — библиотека.

По сравнению с весной в Подмосковье, датская весна очень затяжная. В 1969 г. снег сошел и заморозки закончились еще в конце марта. Тем не менее, когда 11 апреля я с д-ром Легордом в первый раз выехал за город, мы еще не нашли ни одного цветущего растения, даже мать-мачехи. Лишь около 15 апреля зацвели орешник и ольха; 15—20 апреля начали цвести *Anemone nemorosa*, *Hepatica nobilis*, *Primula vulgaris*, *Erophila verna*, *Corydalis fabacea*. 25—30 апреля зацвела *Salix caprea*, и только перед самым моим отъездом, 4—6 мая, начали распускаться бук и береза; *Anemone nemorosa* еще и в эти дни была в полном цвету. Правда, в 1969 г. весна была в Дании, как и у нас, поздней; однако общий характер ее и в другие годы остается таким же.

На картах мы привыкли видеть Данию закрашенной в однородный зеленый цвет низменной равнины. В действительности же ландшафт большей части страны совсем не равнинный. В частности, восточная часть Ютландии, в которой расположен Орхус и где мне главным образом довелось экскурсировать вместе с проф. Ларсеном и его сотрудниками, чрезвычайно холмиста (рис. 2). Правда, высоты над уровнем моря не превышают 173 м; «Поднебесная гора» (Himmelsbjerg), на которой мы побывали, имеет абсолютную высоту всего 162 м; однако над зеркалом лежащих у ее подножья озер она возвышается на 140 м; вид открывается с нее очень широкий. Большинство холмов значительно ниже, и ложбины между ними меньше. Считают, что более крупные глубокие долины, занятые сейчас озерами, низинными болотами и черноольшаниками, возникли как русла подледниковых потоков (так называемые «туннельные» долины). Сейчас сток по ним обычно очень невелик. Речная сеть в Дании неразвита, речки незначительны по своим размерам и не играют сколько-нибудь заметной роли в ландшафте; современные долины их не разработаны. Вообще влияния эрозионного фактора на рельеф почти незаметно.

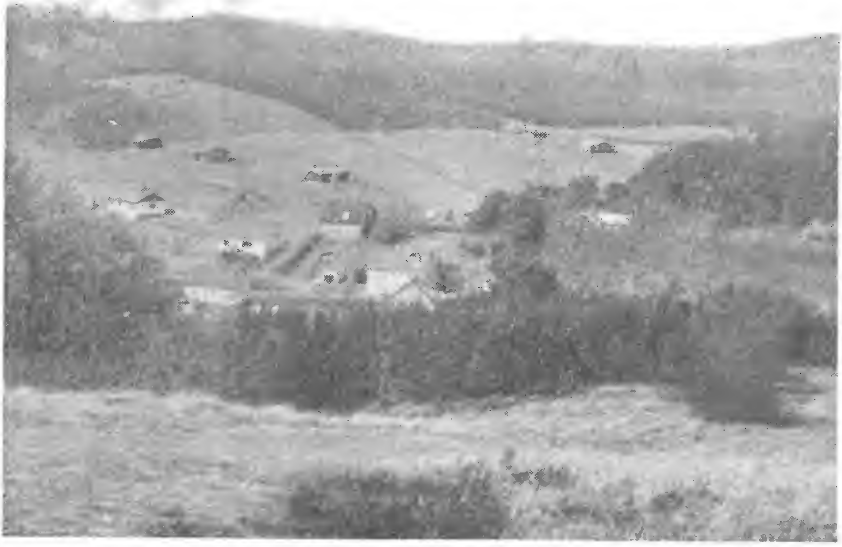


Рис. 2. Холмистый ландшафт восточной Ютландии. Вид с холма Мольс-Бьерге (15 апреля).

Западная часть Ютландского полуострова, которая не была захвачена вюрмским оледенением, но служила бассейном стока ледниковых вод, имеет совсем другую, почти плоскую поверхность, постепенно понижающуюся в сторону Северного моря. Линия, до которой доходил ледник, проходит километрах в 70 к западу от Орхуса и хорошо заметна в натуре как граница двух типов рельефа; мы пересекали эту границу несколько раз.

Поверхностный покров страны образован четвертичными песками, супесями, суглинками и глинами; почвы все (за исключением незначительных участков рендзин) в той или иной мере оподзоленные, кислые. Более всего земельных площадей занято пашней, Около 10% находится под лесом. Площади внутренних вод и болот незначительны. Очень мало естественных (непаханых) лугов; несколько больше верещатников. Луга главным образом сеяные, существующие как звенья севооборота. Хотя скота в стране много (продукция животноводства — важнейшая статья экспорта), пасущихся стад я ни разу не видел: благодаря увеличению производства кормов пастбищное содержание скота в последние годы резко сократилось. По краям полей у дорог часто лежат штабеля неизрасходованной кормовой свеклы прошлогоднего урожая; мягкую датскую зиму они отлично переносят под небольшим укрытием из соломы.

Существующая сейчас степень облесенности страны закреплена законодательно: каждый землевладелец, уничтоживший какое-либо древесное насаждение, обязан создать такое же по площади новое. Большинство лесов в настоящее время — культурные насаждения. На плоской равнине западной Ютландии естественных лесов практически не осталось вовсе. В остальных районах страны, в частности и вокруг Орхуса, участки естественного леса довольно многочисленны; правда, они обычно небольшие и мозаично сочетаются с искусственными насаждениями. Хотя своего леса Дании не хватает и много древесины ввозится из Швеции и Финляндии, тем не менее лесное хозяйство по сравнению с другими видами землепользования не очень прибыльно. Мелкие же участки, особенно на сильно пересеченном рельефе, и вовсе не рентабельны; некоторые из них находятся, с лесоводственной точки зрения, в довольно запущенном состоянии. Однако, теряя лесохозяйственное значение, подобные участки приобретают все возрастающую почво- и водоохранную и оздоровительно-рекреационную ценность. Прогрессирующая механизация сельского хозяйства и укрупнение ферм также ведут к исключению из полевого оборота мелких неудобных участков пашни. Поэтому, несмотря на большое новое промышленное, жилищное, дорожное и прочее строительство, земельного голода пока нет. Такая обстановка благоприятствует и расширению сети заповедников, и зон охраняемого ландшафта (что сейчас довольно широко и осуществляется).

Дания лежит целиком за пределами естественного ареала ели; естественные сосновые леса существовали до XVII—XVIII в. на небольших площадях на северной оконечности Ютландии и на о. Лесё. Сейчас из хвойных широко распространен только можжевельник обыкновенный; в одной точке известен дикорастущий тис. Однако в культурных лесах хвойные породы преобладают. Более всего разводятся европейская ель и сосна обыкновенная. Весьма распространены также *Picea glauca*, *P. sitchensis*, *Abies alba*, *Larix leptolepis*; реже встречаются *Pinus mugo*, *P. contorta*, *Abies grandis*, *Pseudotsuga taxifolia*. Так как в хвойные культуры, особенно сосновые, легко проникают широко распространенные в Дании *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, мхи — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Ptilium crista-castrensis*, виды *Dicranum* и *Rhytidiadelphus*, то нередко такие искусственные сосняки создают полную иллюзию естественности.

Основной тип коренного растительного покрова Дании — буковый лес. Мне удалось видеть целый ряд хороших участков старых бучин. Они в общем очень похожи на наши западноукраинские или крымские буковые леса. Подлесок развит слабо или вовсе отсутствует; почва обычно покрыта слоем мертвых листьев; травяной покров редкий и неравномерный, на пнях и гниющих обломках древесины — зеленые мхи. Из травянистых видов для бучин характерны *Deschampsia flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Asperula odorata*, *Melica uniflora*; местами встречались *Calamagrostis arundinacea*, *Hordeum europaeum*, *Festuca altissima*, *Sanicula europaea*, *Veronica officinalis*, *Gagea spathacea*, *Dentaria bulbifera*, *Corydalis fabacea*; по оврагам, опушкам, более влажным местам — *Polypodium vulgare*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana* (*D. spinulosa*), *Holcus mollis*, *H. lanatus*, *Allium ursinum*, *Carex silvatica*, *C. remota*, *Hepatica nobilis*, *Ficaria verna*, *Gagea lutea*, *Mercurialis perennis*, *Primula vulgaris*, *Pulmonaria officinalis*. На почве часто встречаются необычные для нас крупные мхи *Dicranum majus*, *D. bonjeanii*, *Plagiothecium undulatum*.

Естественное возобновление в бучинах очень хорошее, но молодых буковых лесов я почти не видал: срубленный буковый лес большей частью заменяется культурами хвойных (как и у нас в Карпатах); с 1931 по 1951 г. занятая буком площадь сократилась с 104 тыс. до 85 тыс. га.

После бучин следующее место в естественном растительном покрове Дании принадлежит дубнякам. Почти одинаково широко распространены *Quercus robur* и *Q. petraea*. Как и в некоторых других европейских странах, эти виды ботаниками не всегда хорошо различаются, и потому бытует мнение, что они широко между собой гибридизируют. Однако мне рассказывали, что умерший недавно проф. Ергенсен (Jørgensen) затратил более 10 лет, чтобы получить такой гибрид искусственно. Вероятно, представление о широкой гибридизации *Q. robur* и *Q. petraea* — такой же миф, как и представление (тоже еще весьма распространенное в европейской литературе) о широкой гибридизации между *Betula pendula* и *B. pubescens*.

Очень интересный, довольно старый (до 100—150 лет) дубняк мы посетили между Орхусом и Виборгом. Лес расположен на широкой платообразной вершине песчаного холма. Темно-бурый, почти черный гумусовый плащ мощностью 10—12 см, под ним подзолистый горизонт. Дубы хотя и старые, но довольно низкие и корявые; подлеска почти нет: изредка *Frangula alnus*, молодые дубки и буки, по ним иногда взбирается *Lonicera periclymenum*. Сплошной покров образует *Vaccinium myrtillus*, отчасти с примесью *V. vitis-idaea*; из трав на первом месте стоит *Deschampsia flexuosa*, тоже дающая почти сплошной ковер; часто *Luzula pilosa*, *Carex pilulifera*, *Majanthemum bifolium*; из травянистых видов, характерных для наших дубрав, я заметил только *Poa nemoralis*, *Milium effusum* и *Stellaria holostea*. Судя по наличию здоровых сеянцев бука, можно подозревать, что дальнейший ход естественного развития этого леса приведет к смене дуба буком. Другие виденные мной дубовые участки были более фрагментарны, но по своему характеру сходны с описанным; те виды, которые мы у себя привыкли считать типичными спутниками дуба, как например *Corylus*, *Aegopodium podagraria*, *Carex silvatica*, *Mercurialis perennis*, *Gagea lutea* и прочие, встречаются здесь только по оврагам или опушкам, где почвы не столь кислые; а такие наши верные спутники дуба, как копытень и волосистая осока, в Дании отсутствуют вовсе.

Нередки в лесах *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*. *Betula pendula* очень обычна; часто ее и садят, однако значительных чистых березняков я не видел. Осинники нечасты и очень невелики по площади.

Довольно распространены вересковые пустоши. Они занимают либо наиболее бедные песчаные почвы, либо крутые и смытые склоны холмов, непригодные под пашню. Безлесие пустошей, конечно, вторичное, обусловленное деятельностью человека; в течение веков оно поддерживалось пастьбой скота. Доминирующее растение верещатников — *Calluna vulgaris*; характерны и почти постоянно присутствуют (хотя в различных местах и в очень разном количестве) также *Empetrum nigrum*, *Erica tetralix*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Genista anglica*, *G. pilosa*, *Molinia coerulea*, *Sieglingia decumbens*, *Nardus stricta*, *Carex ericetorum* и вездесущая *Deschampsia flexuosa*. Часто по верещатникам рассеяны кусты можжевельника. В последнее время, когда пастьба скота сильно сократилась, верещатники начинают зарастать лесом. Среди покрова вереска и водяники появляются сеянцы бородавчатой березы, рябины, черной ольхи и даже дуба. Вероятно, это не черешчатый, а сидячецветный дуб, который лучше переносит кислые почвы; но точно установить это по молодым и стоящим без листьев деревцам я не смог; видимо, и сами датчане этого точно не знают.

В районе селения Врадс (около 50 км к ЮЗЗ от Орхуса) мы посетили своеобразные материковые дюны. Сейчас здесь заповедный режим, и дюны почти сплошь оделись верещатниками; однако есть еще пятна открытого песка с *Carex arenaria*, *Corynephorus canescens* и даже с характерным для приморских песков крупным злаком *Ammophila arenaria*. В котловинах между дюнами небольшие сфагновые болотца, поросшие *Erica tetralix*, *Empetrum nigrum*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos*, *V. uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*; здесь же в мочажинах встречается своеобразное лилейное *Narthecium ossifragum*. 23 апреля, когда мы здесь были, только еще зацветала *Eriophorum vaginatum*; под Москвой она тоже цветет в конце апреля, но в это время у нас еще есть и остатки снега в лесу, и сам торфяной субстрат еще только начинает оттаивать. Эти сфагновые болотца — единственные, какие мне удалось увидеть в Дании. На ровных участках верещатников и даже в небольших понижениях, заполненных обычно молинией или водяникой, сфагнов нет.

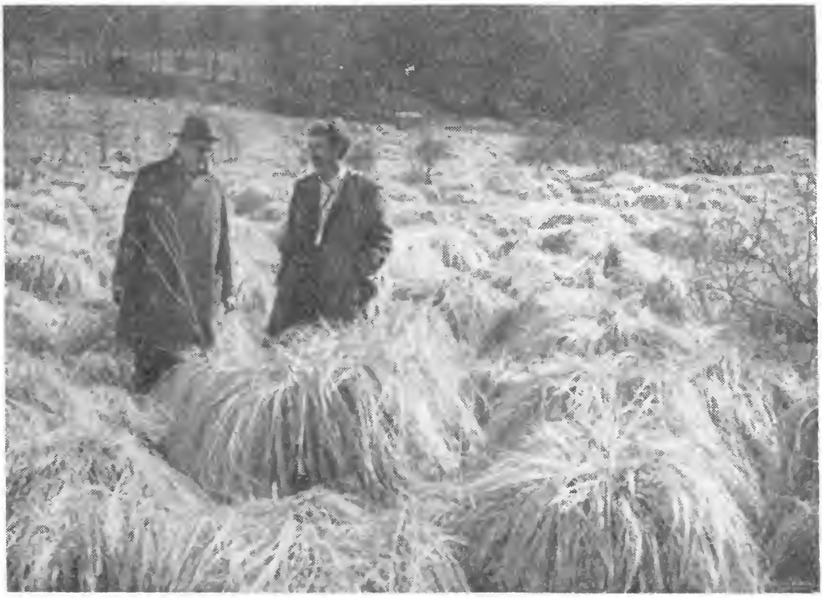


Рис. 3. Низинное проточное болото с большими кочками *Carex paniculata* близ г. Виборг. Проф. К. Ларсен (слева) и лектор С. Легорд (14 апреля).

На более старых, давно закрепленных участках тех же дюн мы любовались необыкновенным разнообразием форм роста можжевельника. Здесь есть и пирамидальные и колонновидные формы высотой до 5 м, и широкие, почти шаровидные, и низкие, распластанные, почти стелющиеся; все они растут вперемежку и безусловно отражают индивидуальную генотипическую изменчивость; ни о каком «различии условий» говорить здесь не приходится.

Близ городка Силькеборг мы побывали на нескольких небольших окруженных лесом олиготрофных озерах. На сырых отлогих песчаных берегах здесь встречаются *Juncus conglomeratus*, *J. squarrosus*, *Lycopodium inundatum*, а по мелководью около берега — *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Isoetes lacustris*, *Lobelia inflata*, *Carex rostrata*. Поражает сходство внешнего вида розеток *Isoetes*, *Lobelia* и *Littorella*, растущих на песчаном дне вперемежку друг с другом. Близ берегов озер попадается *Betula pubescens*; однако сфагнов и здесь я не видел.

Черноольшаники и низинные болота в общем очень похожи на наши. Здесь встречаются *Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. pentandra*, *Ribes nigrum*, *Phragmites com-*

munis, *Calla palustris*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Scirpus silvaticus*, *Cirsium palustre*, *C. oleraceum*, *Cardamine amara*, *Veronica beccabunga*, *Mimulus guttatus*, *Chrysosplenium alternifolium* и т. д. Однако недалеко от города Виборга мы посетили и более своеобразное проточное болото (рис. 3). Почти плоское, лишь слегка покатое дно ложбины занято огромными кочками *Carex paniculata*; есть также *C. appropinquata* и *C. acutiformis*. Среди кочек кое-где кусты *Myrica gale*; а на самих кочках *Lotus uliginosus* и местами клюква; в проточной воде — *Berula erecta* и вместе с зелеными мхами — *Saxifraga hirculus*. Среди болота — отдельные березки; к удивлению, они оказались не *Betula pubescens*, а *B. pendula*.

Километрах в 45 северо-восточнее Орхуса у самого берега моря лежит крутой холм Ternhatten. Он сложен мергелями, и почвенный покров здесь приближающийся к рендзинам. На вершине холма лужайка, которая по датским масштабам считается ксерофитной или даже «остепненной». Здесь растут *Helictotrichon pratense*, *Festuca trachyphylla*, *Bromus erectus*, *Filipendula vulgaris*, *Ranunculus bulbosus*, *Potentilla argentea*, *Pimpinella saxifraga*, *Helichrysum arenarium*, *Primula veris*, *Saxifraga granulata, Alchimilla* spp. Крутой высокий склон к морю занят густыми непроходимыми зарослями дикой яблони, терновника, боярышника, крушины слабительной и шиповников. Кроны их все плотно сомкнуты и ровно подстрижены ветром (влияние ветра хорошо заметно на кронах деревьев и повсюду близ моря). Аналогичный высокий склон, тоже поросший колючими кустарниками, я видел и ближе к Орхусу, на южном мысу п-ова Мольс; из относительно сухолюбивых трав здесь есть *Silene nutans*, *Geranium sanguineum*, *Daucus carota*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea scabiosa*.

На том же п-ове Мольс среди холмов и перелесков прячется биологическая станция Орхусского университета. Это бывшая крестьянская усадьба, подаренная владельцем университету. Согласно законодательству по охране памятников, почти все крестьянские усадьбы, имеющие традиционный облик XVIII—XIX вв., должны быть и далее сохранены в таком же виде. Поэтому здания биостанции, внутри вполне современные, с хорошо оборудованными лабораториями, учебными и бытовыми помещениями, внешне выглядят как крестьянский двор прошлого столетия; беленые известкой низкие стены, тростниковая крыша, замощенный булыжником двор. Летом станция может принять до 40 студентов и человек 5 научных сотрудников. Кроме учебной практики, на станции проводится работа по международной биологической программе.

Пребывание в Копенгагене я стремился в основном использовать для работы в Ботаническом музее и потому здесь я не смог ознакомиться с другими учреждениями и совершить экскурсии в природу.

Ботанический музей занимает трехэтажное здание, сооруженное в 1874 г. Директор музея с 1960 г. — д-р А. Сковстед (Skovsted). В период экономических трудностей 1930-х годов он вынужден был уехать на о. Тринидад, где долгое время работал по цитогенетике хлопчатника. Я оказался вторым русским ботаником, которого д-ру Сковстеду довелось в жизни встретить. Первым был Н. И. Вавилов, приезжавший на Тринидад; о встречах с ним д-р Сковстед не раз вспоминал в разговорах за чашкой кофе во время полуденного перерыва. В музее еще 9 научных и 12 технических сотрудников. В частности, д-р Хольмен (K. Holmen) занимается арктической флорой и бриологией, д-р Б. Хансен (B. Hansen) участвует в изучении флоры Таиланда; А. Хансен (A. Hansen) исследует датскую флору и занимается ботанической библиографией. Фонды музея сейчас составляют около 2 млн гербарных листов цветковых и споровых растений. Ежегодная инсерация составляет 30—50 тыс. листов, в том числе за счет обмена около 10 тыс. Поступающие материалы, как правило, обрабатываются в течение 1—2 лет; старых залежей мало. Гербарий сосудистых растений состоит из трех отделов: Датского, Арктического и Общего. Арктический гербарий содержит материалы с Фарерских островов, из Исландии, Гренландии и канадского арктического архипелага; особенно полно представлена Гренландия. В общем гербарии, насколько я мог понять из довольно беглого ознакомления, довольно хорошо (хотя и не очень равномерно) представлены Америка, тропическая Азия, но довольно слабо — Гималаи, Китай и Южная Африка. Гербарные шкафы трехъярусные (приходится пользоваться лестницей), деревянные, но дверки их массивные и закрываются очень плотно благодаря поролоновым прокладкам. Этикетки печатаются на собственном типографском станочке. Как и в Орхусе, никакие материалы, требующиеся для монтировки и хранения гербария (картон, бумага, обложки, наклейки, пакеты и пр.), не готовятся своими силами; все заказывается на фабрике и получается аккуратно упакованными партиями в количестве и качестве, точно соответствующими заказу. Благодаря этому весь гербарий единообразно оформлен и чрезвычайно аккуратен. Названия видов на обложках пишутся не от руки, а на специальной крупношрифтной машинке (высота строчной буквы 3.5 мм, прописной — 5 мм).

В помещении музея находится также Центральная ботаническая библиотека — независимое от музея учреждение в составе университета. Здесь много ценных и редких изданий, хорошо представлена текущая литература (неплохо, хотя и не полно, также русская). Общий объем книжного фонда библиотеки много меньше, чем библиотеки Ботанического института в Ленинграде, но ее ботаническая профилировка значительно строже, поэтому нельзя сказать, что эта библиотека по качеству заметно уступает ленинградской.

И в гербарии, и в библиотеке ощущается дефицит резервных емкостей, хотя и не столь резкий, как в том же ленинградском институте. К 1980 году для музея предполагается построить новое здание, в 5 раз больше теперешнего.

Несколько слов об особенностях системы образования и организации научной работы в Дании. Общеобразовательная средняя школа здесь имеет три ступени, из них первая (7 классов) обязательная, вторая (2 класса) и третья, именуемая гимназией (3 класса), — необязательны. Успешно окончившие гимназию автоматически приобретают право поступления в университет; никакого вступительного конкурса или отбора нет. Тем самым прием в университет определяется не плановым числом мест, а числом желающих. В число университетских специальностей входит и медицина. Технические и сельскохозяйственные вузы существуют отдельно; в них число мест ограничено и, следовательно, производится некоторый отбор. Обучение в средней школе и в университете бесплатное; нуждающиеся студенты получают государственную стипендию. В послевоенное время, и особенно в самые последние годы, наблюдается сильный рост числа поступающих в университеты (говорят даже о «взрыве» высшего образования). В связи с этим в Дании организуется третий университет в г. Одензе (гуманитарные факультеты уже работают). Существуют опасения, что может возникнуть избыток людей с университетским образованием, но пока такого избытка нет. Значительная часть выпускников идет в преподаватели средней школы: специальных педвузов в Дании нет, а в оплате труда преподавательского состава школ и университетов различие не очень большое.

Срок обучения в университете 5 лет. Однако большинство студентов не укладывается в срок и кончает через 6—7 лет, а то и позже. По окончании двух курсов сдаются так называемые магистерские экзамены в присутствии комиссии. При окончании же университета (по крайней мере у биологов) государственных экзаменов нет; представляется самостоятельная работа, вполне аналогичная нашей дипломной. Окончившие университет устраиваются на работу сами куда хотят и куда смогут.

Мои лекции были включены в регулярное учебное расписание курса ботанической географии, который ведет проф. Ларсен. Чтение лекций и проведение занятий приглашаемыми из-за рубежа учеными и преподавателями — обычное явление в датских университетах. В частности, в Орхусе в Институте славистики русский язык уже второй год преподает приглашенная сотрудница Московского университета. Почти все студенты довольно свободно владеют английским языком, все бывали за границей; по некоторым преподаваемым в университете дисциплинам учебные пособия на датском языке отсутствуют и студентам рекомендуются английские или немецкие книги.

В профессорско-преподавательском составе различаются три основные градации: 1) «амануэнзис» — примерно то же, что у нас ассистент без степени или преподаватель; 2) лектор — соответствует нашему ассистенту со степенью или доценту; 3) профессор. Зарплата определяется должностью и стажем; при этом высшая (по стажу) ставка лектора больше начальной ставки профессора. Так же и пенсия определяется должностью и стажем; «потолок» достигается при стаже 25 лет в данной должности. Профессор или лектор обязан уйти на пенсию не позже, чем в 67 лет. Периодических конкурсов нет, поэтому от плохого сотрудника избавиться почти невозможно. Учебная нагрузка профессора — около 3 часов в неделю (100—150 лекционных часов в год), лектора — 8 часов в неделю.

Институты датского университета более автономны, чем наши кафедры. Все хозяйство, все средства института находятся в распоряжении директора. Отпускаемую институту бюджетную сумму директор расходует по своему усмотрению, без всяких предварительных согласований и разрешений, на любые цели — от покупки приборов, или книг, или автомобиля до найма людей на аккордную работу. Это создает для директора изрядную нагрузку, но дело сильно облегчается наличием в институте штатного технического секретаря, который ведет все «бумажные» дела. Сотрудники институтов тоже пользуются большой самостоятельностью и большим доверием. Тематику научной работы каждый выбирает по своему усмотрению. Официальных планов и отчетов по научным темам подавать не надо. О научных командировках также не представляется никаких письменных отчетов, а тем более каких-либо квитанций. Все сотрудники имеют ключ от здания института и могут прийти туда в любое время, а директор по своему усмотрению может выдать ключ и приезжему ученому (даже иностранцу). Сотрудники и гости института без всякого контроля пользуются для деловой переписки бланками института и т. д. Никакого снабженческого аппарата на факультете или в институтах нет. Все, что нужно для работы и что в пределах финансовых возможностей института, приобретается немедленно и непосредственно самим институтом. Секретарь оформляет бумаги, директор подписывает чек и кто-либо из технических сотрудников доставляет нужный предмет. При мне проф. Ларсен покупал для института автомашину: выбрал по каталогу торговой фирмы и выписал чек; все дело заняло меньше получаса.

Материальное обеспечение научных работ в основном производится за счет бюджетной суммы, отпускаемой институту ежегодно примерно в одинаковом размере. На различные специальные проекты иногда испрашиваются у министерства дополнительные ассигнования. Ежегодно факультет получает для развития науки значительные пожертвования богатых фирм (особенно стремится себя проявить в этом отношении крупнейшая пивная фирма Карлсберг); эти пожертвования не связаны с обязательствами по отношению к фирмам и распределяются по усмотрению факультета.

Несмотря на рост общего числа студентов и благоприятную конъюнктуру в отношении вакансий и финансирования исследовательских работ, подрост молодых перспективных кадров в области ботаники не очень обилен. Возможно, что дело отчасти в стремлении наиболее энергичных студентов к различным физико-химическим направлениям науки; но основная причина, вероятно, все же в том. что количественный рост студенчества идет главным образом за счет «середняка», не сопровождаясь пропорциональным ростом числа талантливых исследователей.

Студенты университета добиваются все большего участия в решении организационных вопросов: мнение студенчества имеет значение при приглашении профессоров, при изменении программ и т. п. Большое здание в центре университетской территории в Орхусе, типа клуба, принадлежит студенческой организации и не подвластно ректорату (хотя содержание здания и субсидируется государством).

В заключение хочу выразить датским коллегам, и прежде всего проф. Ларсену и д-ру Сковстеду, искреннюю благодарность за приглашение посетить их страну. за любезный прием и дружеское содействие в выполнении программы моей поездки.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 13 V 1970).

ХРОНИКА

УДК 631.175.0001.2 : 581.526.45 (470.23)

В. М. Понятовская, В. Н. Макаревич, А. О. Джалилова,
В. Д. Друзина, В. П. Кириллова, Е. Д. Мирошниченко,
Т. В. Павлова, И. С. Скалон, А. И. Сметанникова

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ НА НАУЧНО-ОПЫТНОЙ СТАНЦИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР В ОТРАДНОМ (ПРИОЗЕРСКИЙ РАЙОН ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ)[1]

(ИНФОРМАЦИЯ О РАБОТЕ 1967—1969 гг.)

V. M. PONIATOVSKAYA, V. N. MAKAREVICH, A. O. JALILOVA, V. D. DRUZINA, V. P. KIRILLOVA, E. D. MIROSHNICHENKO, T. V. PAVLOVA, I. S. SKALON, A. I. SMETANNIKOVA. THE INVESTIGATION OF THE PRIMARY PRODUCTIVITY OF THE MEADOW COMMUNITIES AT THE RESEARCH STATION OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U.S.S.R. AT OTRADNOYE (PRIOZERSK DISTRICT, LENINGRAD REGION) (THE INFORMATION ON THE WORK CARRIED OUT DURING THE PERIOD 1967—1969)

Изложению плана исследований на луговом стационаре в Отрадном посвящена специальная статья В. М. Понятовской (1969), в которой перечислены участники работ. Там же указано, что с 1966 г. группа сотрудников отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, продолжая начатые в 1955 г. А. П. Шенниковым стационарные исследования луговых сообществ, перешла к функциональному их изучению как основного автотрофного компонента лугового биогеоценоза. Конкретно это выражается в анализе продуктивности рассматриваемых сообществ в зависимости от различных мер воздействия: применения удобрений, подсева, сроков скашивания или полного отсутствия последнего. Главное внимание направлено не столько на получение абсолютных показателей, сколько на разработку методов исследования. Несколько позже в работы включились сотрудники Центрального музея почвоведения им. В. В. Докучаева и Главной геофизической обсерватории им. А. И. Воейкова.

В настоящем сообщении мы кратко перечислим основные результаты испытания и дальнейшего развития приемов количественного учета основных показателей первичной продуктивности и определения его сроков.

Особое внимание было обращено на поиски способов выявления круглогодичного ритма и особенностей биопродукционного процесса. Работы проводятся на фитоценотическом и организменном уровнях (Шенников, 1921; Сукачев, 1925; Лавренко и Понятовская, 1967): 1) во вторичных суходольных полидоминантных луговых сообществах (мелкозлаково-разнотравном и разнотравно-мелкозлаковом со сравнительно мощным, довольно равномерным моховым покровом, на тяжелосуглинистых и супесчаных дерново-подзолистых почвах)[2]

---

[1] Материалы исследований будут опубликованы в «Ботаническом журнале», в журналах «Растительные ресурсы» и «Экология».

[2] В прошлом эти луга были окультурены применением удобрений и подсевом ценных кормовых растений; затем без ухода и удобрения они вновь «одичали» и почти вернулись в естественное состояние. В сообществах здесь преобладают *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium repens*, *Alchimilla monticola*, *Centaurea jacea*, *Leucanthemum vulgare* и другие виды (данные В. Н. Макаревич). Моховой покров состоит из *Thuidium recognitum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Climacium dendroides*, *Mnium cuspidatum* и др. (данные И. Д. Кильдюшевского). Более подробно данные о почвах будут опубликованы в статье И. В. Игнатенко с соавторами.

Число, размеры и форма площадок для определения общего запаса растительной массы в сообществах исследуемого типа

Размер (в см)	Форма	Количество	Степень точности определения (Р %)		
			зеленой массы	мертвых растительных остатков	мхов
25 × 25	Квадрат	16	5	8	22
50 × 50	»	6	7	10	15
25 × 125	Прямоугольник	3	4—7	13	12
8 (диаметр)	Круг	20	9	13	22

и 2) в питомнике в чистых разреженных посевах некоторых доминирующих видов. Объектом исследования являлись злаки: а) низовые — *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum* и б) верховые — *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*; разнотравье — *Alchimilla monticola*, *Centaurea jacea*; бобовые — *Lathyrus pratensis*. *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia sepium*. Почва питомника дерново-подзолистая супесчаная.

Приемы учета

Для определения в сообществе весовым «укосным» методом общих запасов живой и мертвой растительной массы цветковых (по надземной массе — данные В. Н. Макаревич, по подземной — В. Д. Друзиной, И. В. Игнатенко, В. П. Кирилловой, В. М. Понятовской) и мхов (данные И. Д. Кильдюшевского) установлено количество повторностей, размеры и конфигурация учетных площадок. Материалы обработаны пока только для надземной массы (см. таблицу).

Размещение площадок по участку было случайным. В нашей работе была принята 6-кратная повторность квадратных площадок размером в 50×50 см (В. Н. Макаревич, неопубликованные данные). Для глазомерного определения повидовых запасов надземной растительной массы, несколько видоизмененным методом Раункиера (Шенников и Баратынская, 1923, 1924; Макаревич, 1964), при Р, не превышающем 10% для большинства компонентов сообщества и 2—5% для доминантов, необходимо не менее 25 площадок (при диаметре кольца в 35 см).

Изучение нарастания и отмирания растительной массы отдельных видов осуществлялось путем систематических круглогодичных наблюдений за одними и теми же этикетированными особями и побегами в луговых сообществах и в посевах этих растений (при одиночном стоянии) в питомнике. Учитывались следующие показатели: начало роста надземных и подземных побегов, листьев и корней; кратность генераций побегов и продолжительность их жизни; соотношение в сезонной динамике между побегами различных генераций, между вегетативными и генеративными побегами, а также их количество и масса; облиственность генеративных побегов; скорость отмирания (засыхания) листа и стебля, опадения и разложения мертвых органов растения (А. О. Джалилова, В. П. Кириллова).

Испытывалась возможность оценки прироста надземной массы как отдельных особей, так и всего сообщества по изменению содержания в них пигментов пластид (хлорофилла и каротина) и продуктивности фотосинтеза (А. И. Сметанникова). При характеристике отдельного растения брался лист и расчет производился на 1 см^2 его поверхности или на 1 г сырого веса. При исследовании сообществ учитывалась зеленая масса травостоя (общая или по группам видов) с площадки в 1/16 м^2 в 10-кратной повторности; определение количества хлорофилла при этом проводилось в единице сырого веса всего измельченного растительного материала. При изучении продуктивности фотосинтеза наиболее перспективным в наших условиях оказалось использование видоизмененных методов Сакса, Барулиной (позволяющих одновременно учитывать отток) и Варбурга (при работе с отдельными растениями).

Выяснялось влияние различных способов отмывки подземных органов растений на результаты их зольного анализа. Испытывались следующие варианты — сухой отбор или отмывка (водой, перекисью водорода) от почвы свежевыкопанных корней и корневищ с последующей обработкой их в сухом состоянии (водой, спиртом) и без таковой. Наилучшие результаты дала отмывка свежих корней водой: при дополнительной обработке материала в сухом состоянии (для снижения загрязненности минеральными примесями) происходит значительная потеря большинства зольных элементов из тканей растения. Предварительное замачивание монолитов в 3%-й перекиси водорода ускоряет отмывку корневой массы водой и почти не влияет на зольный состав анализируемого материала. Применение в качестве катализатора $KMnO_4$ вносит ошибку при определении Mn (данные Е. Д. Мирошниченко).

Сроки учета

Для выявления ритма биопродукционного процесса в луговых сообществах разработана методика круглогодичных наблюдений над нарастанием, отмиранием и опадом растительной массы, накоплением и разложением мертвых частей растений как в сообществах, так и у отдельных особей. В процессе исследования была уточнена терминология, связанная с изучением структуры растительной массы в луговых сообществах (данные В. Н. Макаревич и В. М. Понятовской). Определение феноритмотипического состава[1] травостоев исследуемых участков позволило конкретизировать фенологические фазы развития луга (Шенников, 1927, 1941), а следовательно и сроки учета растительной массы. Впервые для лугового типа растительности составлены кривые круглогодичного хода вегетации (данные В. Н. Макаревич и В. М. Понятовской).

Наблюдения за развитием некоторых доминирующих видов (злаков, разнотравья — А. О. Джалилова, корневищных бобовых — В. П. Кириллова) показали, что наличие у них двух генераций побегов, различающихся по времени появления и продолжительности жизни, обусловливает непрерывность нарастания и отмирания растительной массы в годичном цикле развития многолетней особи. Периоды увеличения количества побегов, листьев, площади поверхности последних чередуются с периодами затухания этого процесса при одновременном усилении отмирания и опадения частей растений. Последовательность чередования, ритмичность подъемов и спада в ходе этих взаимосвязанных, но противоположных процессов определяется кратностью генераций побегов и продолжительностью их жизни. Это необходимо учитывать при установлении сроков учета. Так, начало опытов по изучению полной биологической продукции отдельных особей у многолетних озимых (летне-зимнезеленых) луговых растений целесообразно приурочивать к моменту появления летне-осенних побегов, т. е. ко времени конца цветения—начала плодоношения особи. Первый срок взятия образцов, таким образом, у этих видов должен совпадать с концом сезона активной вегетации и максимумом развития летне-осенних побегов и листьев (при этом учитывается продукция за вторую половину этого сезона). За время зимнего (для большинства видов относительного) покоя отмирает значительная часть живой надземной массы (у злаков это примерно около 80%, из которых за этот же срок разлагается около 20%). Листовые пластинки разрушаются быстрее, чем стебли и черешки. Весенний учет должен предшествовать началу появления побегов весеннего кущения и активному росту озимых побегов предыдущего года (первая половина апреля; учитывается масса за период с конца октября по начало апреля). Последний учет совпадает с достижением особью максимального веса (в фазе цветения—начала созревания семян).[2] К этому времени масса растения в основном состоит из генеративных побегов, стеблевых листьев и репродуктивных органов (соцветий, плодов); листья, развившиеся раньше стеблевых, не только полностью отмирают, но в значительной степени успевают разложиться (особенно у озимых побегов). Годичный опад также состоит из отмерших листьев и побегов обеих генераций. Если его количество определяется единожды в конце годичного цикла, то необходимо вносить поправку на вес уже разложившейся части (данные А. О. Джалиловой и В. П. Кирилловой).

Проведенные исследования показали многоплановость проблемы учета первичной биологической продуктивности в сложной системе растительного сообщества, неоднородной по своему феноритмотипическому и возрастному составу. Ход нарастания, отмирания и разложения растительной массы специфичен не только для видовых популяций, составляющих сообщество, и возрастных групп внутри их, но и для побегов разных генераций в пределах особи. Максимальный вес особи вида, установленный в серии последовательных укосов, в течение сезона вегетации далеко не всегда характеризует ее полную биологическую продукцию.

Предварительные результаты

Нарастание и отмирание. Получены и частично обработаны количественные данные о круглогодичных изменениях в сообществе общих запасов растительной массы цветковых (по надземной — В. Н. Макаревич, по подземной — В. Д. Друзина) и споровых растений (И. Д. Кильдюшевский), а также по динамике их зольного состава (В. Д. Друзина) в зависимости от почвенных особенностей, погодных условий и фаз развития луга. Наибольшая зольность всей надземной растительной массы (до 7%) наблюдалась во время интенсивного кущения (отрастание озимых, массовое появление и развитие весенне-летних побегов и листьев). Несмотря на то что тяжелосуглинистая почва несколько богаче питательными элементами, запасы растительной массы на супеси во все сроки учета оказались выше. Очевидно, эти различия определялись не столько химическим составом почвы, сколько ее более благоприятными для роста растений тепловым и водно-воздушным режимом (данные Н. Г. Горышиной), а также иными количественными соотношениями между видами и их группами в травостое участка. Наивысшее содержание Ca, K, S, P, Na и Mn в общей надземной массе травостоя отмечалось в июне—июле (в разгар развития и цветения основных компонентов). За зимний период в отмершей массе побегов и листьев, связанных с живой особью, на обоих участках больше всего терялось K (его количество уменьшилось примерно в 13 раз), несколько меньше терялось Na и Mn; приблизительно в 3—5 раза снизилось содержание Ca, S и P; наиболее стойким оказался Si (данные В. Д. Друзиной).

---

[1] В исследуемых сообществах выделены следующие группы растений: летне-зимнезеленые — около 70%, летнезеленые с зимним периодом покоя — около 25%, вечнозеленые — 3.5% и кратковременно вегетирующие — около 15%.

[2] Календарные сроки для каждого феноритмотипа будут особыми, например: июнь для *Anthoxanthum odoratum* и июль для *Agrostis tenuis*.

Собран материал по динамике растительной массы некоторых злаков и представителей разнотравья (А. О. Джалилова) и бобовых (В. П. Кириллова), по их зольному (Г. П. Меньшикова) и биохимическому составу (Е. Д. Мирошниченко). Сопряженно проводилось изучение минерального и воздушно-водного режима и биохимических свойств почв (В. В. Пономарева, И. В. Игнатенко, Т. А. Рожнова, Т. К. Касаткина, В. К. Вильямсон).

Представляет интерес изучение микотрофности видов, распространенности и степени облигатности этого явления на лугах исследуемого типа (Кириллова, 1970).

Характеристика ассимиляционной деятельности исследуемых растений (А. И. Сметанникова) показала, что наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза отличается *Centaurea jacea*, несколько меньшей — *Alchimilla monticola*; слабее активность ассимиляции у злаков. Показаны сезонные изменения содержания хлорофилла в травостое сообщества, отдельных групп видов и доминантов. По количеству этого пигмента на первом месте стоят бобовые и мхи, затем разнотравье; меньше всего его в злаках. Наблюдалась связь между изменением общего содержания хлорофилла в зеленой массе травостоя и ее весом при частом несоответствии между нарастанием зеленой массы особи у некоторых видов и количеством хлорофилла в единице веса отдельного листа. На основании этих фактов сделан вывод о возможности сравнительной оценки продукции луговых сообществ в ходе вегетации путем периодического определения количества хлорофилла в зеленой массе отдельных групп видов и всего травостоя (данные А. И. Сметанниковой).

Разложение. Опыты по учету разложения мертвой растительной массы в естественных условиях ведутся в двух направлениях: для всего сообщества (В. Н. Макаревич) и для некоторых доминирующих видов (Е. Д. Мирошниченко); в первом случае анализируется только надземная часть, во втором — надземная и подземная. Как основной метод при исследовании сообществ (данные В. Н. Макаревич) принят «укосный», используемый в двух вариантах: обычный — периодическое выкашивание учетных площадок, и видоизмененный — метод «парных площадок» (Wiegert a. Evans, 1964; Łomnicki, Bandoła, 1967; Łomnicki, Bandoła, Jankowska, 1968). Изучение особенностей разложения растительной массы отдельных видов (*Agrostis tenuis*, *Alopecurus pratensis*, *Alchimilla monticola*) ведется путем систематического наблюдения за изменениями количества, физического состояния (окраски, упругости, степени разложения и т. д.) и химического состава раздельных образцов листьев и побегов, корней и корневищ, заложенных в открытые мешочки из капроновой сетки (данные Е. Д. Мирошниченко). Надземная масса изучаемых видов помещена в луговом травостое между стеблями растений на поверхности мохового покрова; подземная — в смеси с почвой под дернину. В начале и конце периода активной вегетации серия образцов в трехкратной повторности снимается для определения их биохимического состава, содержания углерода и азота. Зольные анализы материала из средней пробы предполагается проводить один раз в год.

Полностью охарактеризовать растительное сообщество как производителя органического вещества в системе биогеоценоза и вскрыть специфику присущего ему биопродукционного процесса возможно только при сопряженном изучении почвенной флоры и фауны в их взаимодействии с высшими растениями (Вильямс, 1922, 1938; Аристовская, 1967; Лавренко и Дылис, 1968). Началом работ в этом направлении являлась общая характеристика микро- и микофлоры почвы рассматриваемых луговых сообществ в зависимости от режимов их использования (Скалон, 1968, 1970; Павлова, 1970). Выяснение динамики численности и массы микроорганизмов почв и ризосферы отдельных растений в связи с общим ритмом жизни сообщества в целом и его компонентов проводится сотрудниками Центрального музея почвоведения (Т. В. Аристовская, Ю. А. Худякова, Т. Ефремова, Л. Зыкина). Специальные исследования микроорганизмов показали четкие различия в качественном и количественном составе микрофлоры зеленых органов растений и отмерших сухих побегов, еще не упавших на землю (данные И. С. Скалона). В последнем случае наблюдается неравномерное распределение бактерий по всей длине побега: их численность, будучи наименьшей на верхушках стеблей (на высоте 80—60 см), по мере приближения к почве возрастает. Количество этих микроорганизмов в поверхностном лучше аэрируемом слое свежей, еще не слежавшейся подстилки[1] также меньше, чем в более глубокой приземной ее части, состоящей в основном из опавших растительных остатков. В распределении микроскопических грибов закономерность обратная: наиболее богаты ими верхние части отмерших прямых побегов, несколько меньше их на самой поверхности подстилки; основная ее толща и особенно напочвенная часть значительно беднее микроскопическими грибами. Здесь преобладает бактериальная флора; также много базидиомицетов (данные Т. В. Павловой). Споровые бактерии и актиномицеты на сухих прямостоячих побегах и на поверхности подстилки находятся в небольшом количестве; ближе к почве число их резко возрастает. Столь же сильно увеличивается здесь и содержание целлюлозоразлагающих бактерий, достигая сотни тысяч клеток в 1 г подстилки. Каждой стадии разложения растительной массы соответствует своя микрофлора (данные И. С. Скалона).

---

[1] Лежащие сухие побеги, хотя и сохраняющие связь с материнской особью, находятся в различной стадии разложения.

Микологический аспект изучения продуктивности луговых сообществ заключался в составлении эколого-систематической характеристики микофлоры исследуемых сообществ и определении степени участия различных групп в разложении растительных остатков с помощью соответствующих опытов в лабораторных условиях (данные Т. В. Павловой). Обследовались надземные и подземные органы растений. Выявлены следующие экологические группы: паразитные и сапрофитные (мезоскопические, микроскопические и подстилочные). Паразитные грибы, хотя и не участвуют в разложении мертвой растительной массы, но, ослабляя живые побеги и листья, способствуют их скорейшему отмиранию. Особенно интересными для луговых сообществ оказались шляпочные грибы, относящиеся к группе подстилочных сапрофитов. В чистых культурах было выделено 3 вида базидиомицетов: *Comarophyllus niveus*, *Mycena hematopoda* и *Hygrocybe miniata*. В лабораторных опытах была показана высокая активность базидиомицетов, примерно в 2 раза превышающая таковую микроскопических грибов. Каждой фазе распада растительного материала соответствует своя микофлора, наиболее богато представленная в начальный период на листовых пластинках, а в дальнейшем — на стеблях и черешках. Очевидно, это объясняется различным химическим составом частей растений, более богатых в первом случае органическими соединениями, доступными для грибов. Наиболее интенсивно разложение растительной массы происходит во время осеннего отмирания во второй половине сентября—октябре (до наступления более или менее устойчивого сильного похолодания). Резкое ослабление этого процесса наблюдается зимой с ноября по середину апреля — в течение 5.5 месяцев. Соотношение между величинами мертвой растительной массы, разложившейся за эти периоды на обоих участках, равно примерно 6 (7) : 1. Флористический состав микофлоры при этом в основном не меняется; особо обильными были *Alternaria tenuis*, *Cladosporium herbarum*, *Cl. straminicola*, *Mucor hiemalis*, *M. racemosus*, *Phoma melanea*, *Trichoderma koningi*, *Verticillum candelabrum* (по данным Т. В. Павловой и А. О. Джалиловой). В дальнейшем, при возрастающем измельчении и смешивании растительных остатков с почвой на завершающей стадии разрушения растительного материала, они заселяются новыми видами грибов, которые могут жить при худшей аэрации, но при более постоянной влажности и температуре. Так, вместо преобладавших в начальной стадии целлюлозоразрушающих грибов *Alternaria tenuis* и *Cladosporium* spp. сильно разложившиеся растительные остатки заселяются новыми видами *Penicillium*[1] (данные Т. В. Павловой).

Таким образом, изучение продуктивности луговых сообществ в Отрадном, проводящееся преимущественно в пределах первого трофического уровня, — создания и накопления органического вещества автотрофами, затрагивает и другой уровень — разложение и переработку этого вещества гетеротрофами-редуцентами (точнее сапрофитами).

Одним из основных разделов, завершающим исследования процессов накопления, отмирания и разложения растительной массы, является изучение лизиметрических вод (В. В. Пономарева, В. К. Вильямсон). Лизиметры установлены под различными генетическими горизонтами в почвенных разрезах на нескольких луговых участках, различающихся по механическому составу дерново-подзолистых почв или по способу воздействия на сообщество (систематическое удобрение или заповеданность с 1955 года).

Характеристикой микро- и фитоклимата нижних воздушных слоев в травостое и верхних горизонтов почвы на этих же участках занимается группа сотрудников Главной геофизической обсерватории под руководством Е. Н. Романовой и Н. Г. Горышиной.

Опыты рассчитаны на 4 года. Примерно за этот срок полностью заканчивается корнеобмен в травяных сообществах (Dahlman a. Kučera, 1965; Игнатенко, Кириллова и Понятовская, 1968). Проходя в различных почвенных горизонтах с разной скоростью, на лугу исследуемого типа он завершается во всем корнеобитаемом слое за 3 года; в дерновом горизонте — за 2.5 года и в нижележащем горизонте A_1 (9—22 см) — за 2 года.

В итоге проводимых исследований будет собран материал для характеристики биологического (или малого) круговорота в эколого-биологической системе луга (на примере мелкозлаково-разнотравных и разнотравно-мелкозлаковых сообществ) в определенных условиях внешней среды. Будут получены следующие показатели:

---

[1] Этот процесс продолжался немногим более года (12.5 месяцев — с октября 1967 г. по середину октября 1968 г.).

общий запас и суммарная годичная продукция растительной массы (надземной и подземной), состав и масса вовлекаемых в биологический цикл элементов питания, скорость разложения растительной массы и высвобождения из нее питательных элементов, вторичное поглощение их и частичный вынос лизиметрическими водами (Ковда, 1969).

ЛИТЕРАТУРА

Аристовская Т. В. (1967). Микрофлора как важнейший компонент биогеоценоза. Лесоведение, 4. — Вильямс В. Р. (1922). Общее земледелие. II. Естественно-исторические основы луговодства или луговедение. — Вильямс В. Р. (1938). Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения. — Игнатенко И. В., В. П. Кириллова, В. М. Понятовская. (1968). Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум, СССР, 28 VIII—12 IX 1968. — Кириллова В. П. (1970). Микотрофность растений в мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Ковда В. А. (1969). Современное учение о биосфере. Журн. общ. биолог., XXIV, 1. — Лавренко Е. М. и Н. В. Дылис. (1968). Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР. Бот. журн., 53, 2. — Лавренко Е. М. и В. М. Понятовская. (1967). Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ. Бот. журн., 52, 11. — Макаревич В. Н. (1964). О применении метода Раункиера при изучении луговых сообществ. Бот. журн., 49, 1. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическое описание микофлоры опытных луговых участков. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Понятовская В. М. (1969). Дальнейшее развитие работ А. П. Шенникова на лугах научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Бот. журн., 54, 6. — Скалон И. С. (1968). Взаимовлияние растений и микроорганизмов в мелкозлаково-разнотравном ценозе. Проблемы ботаники, 10. — Скалон И. С. (1970). Влияние различных сроков скашивания и минеральных удобрений на микробиологическую активность почвы и ризосферы мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Сукачев В. Н. (1925). Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. Зап. Ленингр. с.-х. инст., II. — Шенников А. П. (1921). Фитосоциология и опытные питомники. Журн. Петрогр. агрон. инст., 3—4. — Шенников А. П. (1927). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. ст., 2. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Шенников А. П. и Е. П. Баратынская. (1923). Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ, I. Журн. Русск. бот. общ., 8. — Шенников А. П. и Е. П. Баратынская. (1924). Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ, II. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Dahlman R. C. a. C. L. Kučera. (1965). Root productivity and ternover in native prairie. Ecology, 46, 1/2. — Łomnicki A., E. Bandoła. (1967). Szybkose znikania martwych częsčki rosliń jako podstawa oceny produkcji pierwotnej netto. In.: A. Medwecka-Kornas (ed). Studia ekosystemow lasu bukowego iłaki w Ojcowskim Parku Narodowym. Studia Naturae, Sci. A. 1 (1967): 19—23. — Łomnicki A., E. Bandoła, K. Jankowska. (1968). Modification of the Wiegert—Evans method for estimation of net primary production. Ecology, 49, 1. — Wiegert R. G. a. F. C. Evans. (1964). Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan. Ecology, 45, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 29 IV 1970).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 580.027.2

КОМИССИЯ ВБО ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

A. M. SEMENOVA-TIANSHANSKAYA.
A VEGETATION-CONSERVATION COMMITTEE OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

В последнем квартале 1969 г. и 1-м квартале 1970 г. работа Комиссии была прежде всего направлена на реализацию постановлений первого Всесоюзного совещания по охране ботанических объектов, проведенного Всесоюзным ботаническим обществом и Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» в Ленинграде в 1968 г.

На годичном заседании Научного совета 18 февраля 1970 г. В. Н. Тихомиров сделал доклад «О планах работ по охране растительности на ближайшую пятилетку в научно-исследовательских учреждениях и вузах». В основу доклада были положены материалы Совещания, а также все данные, полученные в течение 1969—1970 гг., и «Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов», написанная Е. М. Лавренко и А. М. Семеновой-Тян-Шанской (Ботанический журнал, 54, 8, 1969). Доклад вызвал оживленные прения. Выяснилось, что еще далеко не во всех вузах и ботанических учреждениях проводится работа по выявлению ботанических объектов, нуждающихся в охране, и выяснению условий (режима), необходимых для их сохранения. Как правило, в большинстве учреждений отсутствуют специальные группы сотрудников, занимающихся разработкой научных основ охраны ботанических объектов; вследствие этого планировать необходимые мероприятия очень трудно.

На указанном Совещании было постановлено проводить периодически региональные совещания, посвященные охране растительности отдельных областей. В конце 1969 г. начата подготовка к Совещанию по охране горных лесов и растительности горных районов Сибири. Организаторы этого Совещания — Комиссия по охране природы Сибирского отделения АН СССР и Новосибирское отделение ВБО. Основную работу по подготовке Совещания ведут Г. В. Крылов и Э. Н. Бокк (Новосибирск).

Благодаря настойчивости и инициативе членов ВБО, преподавателей и научных сотрудников Ленинградского университета Н. А. Миняева, А. А. Ниценко, В. М. Шмидта и других с 1 марта 1970 г. на биолого-почвенном факультете организован новый курс лекций по охране природы. Из постановлений Совещания 1968 года следует, что такие курсы должны читаться не только на биологических факультетах. Надо с удовлетворением отметить начало этой работы в Ленинградском университете, где до сих пор курс охраны природы совершенно отсутствовал.

В порядке реализации постановления Совещания о широкой пропаганде идей охраны природы и растительности в музее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР 19 апреля 1970 г. открыта постоянная экспозиция «Охрана природы в СССР». На выставке показана история воздействия человека на природу и особенно на растительный покров, отражены положительные и отрицательные результаты этого воздействия. Демонстрируется схема всех взаимосвязей в биогеоценозе; показано, к каким последствиям приводит отрицательное влияние деятельности человека на какое-либо из звеньев природных комплексов.

На выставке представлены карты, фотографии, диаграммы. Имеется большая карта заповедников СССР, а их описание имеется в особой книге. Специальный стенд посвящен охране растительности Ленинградской области. На выставке имеются также портреты членов-учредителей Русского ботанического общества акад. И. П. Бородина, В. Н. Сукачева и других ученых и приводятся их высказывания об охране природы. Выставка подготовлена сотрудниками музея при консультации ее кураторов А. М. Семеновой-Тян-Шанской и Н. А. Миняева.

Отредактирован и сдан в печать сборник «Вопросы охраны растительных объектов» (объемом 15 печатных листов), который должен быть опубликован издательством «Наука» в ближайшее время. Эта работа проведена А. М. Семеновой-Тян-Шанской (редактор), Н. А. Францкевич и Н. С. Снигиревской.

В ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина членами Комиссии сделаны доклады и написаны статьи по вопросам охраны природы. Так, Е. М. Лавренко на Юбилейной сессии Ботанического института АН СССР, Всесоюзного ботанического общества и Научного совета сделал доклад «Значение идей В. И. Ленина в изучении и охране природы», А. М. Семенова-Тян-Шанская опубликовала в «Журнале общей биологии» (№ 2, 1970) статью о ленинских декретах по охране природы и прочитала доклад на Методологическом семинаре отдела геоботаники БИНа. Лекции по вопросам охраны природы и растительности в средних школах и различных учреждениях читали А. П. Белавская, А. Швец и др.

Председатель Комиссии *А. М. Семенова-Тян-Шанская.*

УДК 006.22 : 632.7

КОМИССИЯ ВБО ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ ПОВРЕЖДЕНИЯМ МАТЕРИАЛОВ

V. Y. CHASTUKHIN. A COMMITTEE OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. FOR THE CONTROL OF THE BIOLOGICAL DAMAGE OF MATERIALS

Комиссия создана в 1968 г. Ее первое организационное заседание состоялось в феврале. Председатель Комиссии В. Я. Частухин сообщил о работе ленинградских специалистов по теоретическим проблемам повреждения материалов. Были намечены основные направления исследований: 1) изучение комплексов грибов, вызывающих распад сложных органических веществ в природных условиях; 2) грибостойкость различных промышленных материалов (целлюлозы, текстиля, древесины, силикатного стекла, искусственных полимеров и др.); 3) видовой и количественный состав грибов, разрушающих материалы в условиях их эксплуатации и хранения; 4) экология, физиология и биохимия целлюлозоразрушающих грибов; 5) средства защиты и их влияние на материалы; 6) методы определения грибостойкости материалов и изделий из них.

В работе секции участвуют научные сотрудники и аспиранты следующих учреждений: Государственная публичная библиотека им. Салтыкова-Щедрина (ГПБ), Библиотека Академии наук (БАН) СССР, Научно-исследовательский институт нормализации и испытания электронной техники, Научно-исследовательский институт радиовещательного приема и акустики им. А. С. Попова, Государственный оптический институт им. С. И. Вавилова (ГОИ), Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Научно-исследовательский институт текстильной промышленности, Ленинградский университет (ЛГУ), Ленинградская лесотехническая академия (ЛТА).

На заседаниях Комиссии был обсужден ряд докладов, которые можно объединить в следующие разделы.

1. Общие эколого-систематические и физиологические исследования

Сюда входят доклады, посвященные изучению процессов биологического разрушения органических веществ в естественных природных условиях.

В. А. Соловьев (ЛТА) — «Разрушение грибами древесины». Проводятся наблюдения над микофлорой дереворазрушающих грибов в лесах Ленинградской обл. Особое внимание уделяется физиологическим вопросам, в частности газовому режиму в стволах деревьев, пораженных трутовыми грибами (статья опубликована в журнале «Микология и фитопатология», 1968, т. III, стр. 231).

Т. В. Павлова (ЛГУ) — «Исследование грибов, разрушающих травянистые остатки» (доклад сделан на совместном заседании со Стационарной комиссией, статья опубликована в журнале «Микология и фитопатология», 1969, т. III, стр. 502). Изучался систематический состав несовершенных и высших сумчатых и базидиальных грибов, обусловливающих распад травянистых остатков в лугах. Выявлена активная роль в этих процессах шляпочных гименомицетов.

Г. И. Зарудная (ЛГУ и ЛТА) — «Исследования по разрушению древесины грибами рода *Coprinus* в связи с их экологическими особенностями». Подробно освещен метаболизм представителей рода *Coprinus*, относящихся к различным экологическим группам. Изучалось усвоение углеродсодержащих соединений, различных веществ — источников азотистого питания, отношение к pH и т. д.

Исследования микофлоры, развивающейся в природных фитоценозах, представляют существенный интерес для разработки мер предохранения материалов от разрушения, поскольку основными источниками микофлоры, поселяющейся на различных субстратах, могут быть как отдельные виды грибов, так и целые микробные комплексы, существующие в природных условиях. Знание основных источников инспермации — необходимое условие дальнейшего плодотворного развития исследований в этом направлении. В 1969 г. при содействии Ботанического института АН СССР издана монография В. Я. Частухина и М. А. Николаевской «Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе». Монография представляет собой сводку многолетних исследований авторов, проводившихся в разных природных фитоценозах. Описаны методы комплексных эколого-систематических и физиологических исследований процессов распада.

2. Изучение грибов, вызывающих разрушение промышленных материалов (целлюлозы, текстиля, пластмассы и т. п.)

Ю. П. Нюкша (ГПБ) — «Пигментация целлюлозных материалов в различных условиях». Рассмотрены условия, способствующие пигментообразованию, взаимосвязь между разрушением клетчатки и образованием пигментов грибами в культурах.

И. Г. Каневская (БАН) — «Экология и физиология целлюлозо-разрушающих грибов». Сообщение касается способов исследования целлюлозолитических ферментов грибов вискозиметрическим методом и путем определения содержания редуцирующих сахаров в культуральной жидкости.

З. П. Загуляева (БАН) — «К вопросу о физиологии целлюлозоразрушающих микромицетов». Установлено, что микромицеты, выделенные с бумаги, способны расти на целлюлозах при начальных pH 4, 1—11.5. Среди исследованных грибов можно выделить две группы — с оптимумом в щелочной зоне и почти одинаково растущих в кислой и щелочной зоне. В забуференных средах ряд микромицетов теряет способность расти при щелочной реакции.

3. Токсилогические исследования

Р. Н. Голубчина (Институт радиотехники) — «Фунгицидная защита радиоаппаратуры». Установлено, что наиболее надежным методом защиты диффузоров от обрастания плесневыми грибами является антисептирование оксихинолятом или салициланилидом.

М. С. Родионова (ГОИ) — «Защита оптических приборов от биологических обрастаний». Освещены методы испытания материалов на грибостойкость, в частности методика испытания оптических стекол. Приведены результаты исследования по обрастанию отечественных оптических стекол. Подробно рассмотрены методы стерилизации приборов (обогрев с помощью УФ, ВЧ, применение радиоактивной фольги, фунгицидов). Для предупреждения обрастания оптических деталей предлагается метод последовательной обработки стекол раствором винилтрихлорсилана и толуола и раствором уксусной ртути в метаноле. Для защиты смазок от обрастания рекомендуется 4-капроил-резорцин.

А. Бангожин и Л. В. Сергеева (ГОИ) — «Разработка и исследование химических методов защиты оптических деталей и смазочных материалов от микробиологических обрастаний». Приведена литература по защите оптических деталей и смазки приборов. Испытаны и синтезированы фунгисидные соединения, используемые для этой цели. Разработан принцип создания устойчивых фунгисидных пленок, основанный на связывании последних с поверхностью.

Члены Комиссии участвуют также в конференциях, проводимых Научным советом по теоретическим проблемам биологических повреждений материалов при президиуме АН СССР. На второй сессии этого совета были сделаны следующие доклады: В. Я. Частухин и М. А. Литвинов — «Микологические работы в Ленинграде», Г. И. Рубан — «Испытание грибостойкости методом МЭК», Ю. П. Нюкша — «Вопросы биостойкости книг и документов».

Члены Комиссии сотрудничают в информационном бюллетене «Теоретические вопросы биологических повреждений и обрастания сырья, материалов, изделий и сооружений».

В 1970—1971 гг. предполагается выпуск сборника «Биологическое разрушение материалов», освещающего наиболее существенные вопросы, обсуждавшиеся на заседаниях Комиссии.

Председатель Комиссии *В. Я. Частухин.*

CONTENTS

Page

I. D. Romanov. The movements of nuclei in the course of development of the embryosac in *Solanum virgultorum* (Bitt.) Card. et Hawkes. (1 plate) . . . 1563

Ju. V. Gamaley. Dictyosomes and the formation of the plant cell wall. (1 textfigure, 4 plates) . . . 1570

V. V. Korovin. Specific features of burl structure in the birch (*Betula pubescens* Ehrh.). (1 plate) . . . 1575

V. V. Ponomariova. The forest as an eluvium-resistant type of vegetation . . . 1585

P. I. Dorofeyev. A contribution to the taxonomy of certain fossil *Juglandaceae.* (2 textfigures, 2 plates) . . . 1596

O. A. Semikhatova. On the efficiency of the energy conversion in the course of respiration under unfavourable conditions . . . 1605

E. M. Pankratova. The role of nitrogen-fixing blue-green algae and the concomitant oligo-nitrophilous bacteria in the fixation of the ELEMENTARE nitrogen 1611

V. M. Andreyeva. On the variability of taxonomic characters in unicellular green algae under the conditions of culture. III. The concentration of the medium components and the cell size in certain species of the genus *Chlorella* Beijer 1619

N. V. Lovelius. The effect of the volcanic activity on the vegetation of Kamchatka (2 textfigures) 1630

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . 1634

A. A. Herbich, S. A. Gribova, T. I. Isachenko, A. S. Karpenko, E. M. Lavrenko, V. V. Lipatova and **T. K. Yurkovskaya.** The vegetation map of the U. S. S. R., scale 1 : 2 500 000 (the principles and methods of mapping; the status of the work relating to the European part of the U. S. S. R.) (1634). — **S. A. Gribova, T. I. Isachenko, A. S. Karpenko, E. M. Lavrenko, V. V. Lipatova** and **T. K. Yurkovskaya.** The legend to «The vegetation map of the European part of the U. S. S. R.» (scale 1 : 2 500 000) (1643). — **T. F. Petrova.** The method of preparing the total embryological preparations of the intact endosperm. (1 plate). (1662). . . .

REPORTS . . . 1666

David N. Sen. A novel impact on inflorescence initiation in *Euphorbia caducifolia* Haines. (1 textfigure). (1666). — **A. S. Ivanenko.** On the application of Vavilov's law of homological series to Teratology. (3 textfigures). (1667). — **U. S. Grigoriyev** and **L. M. Razumova.** On the problem of the genetic affinities of the littoral flora and the desert flora. (1670). — **V. M. Vinogradova.** A karyosystematic investigation of the species of *Grammosciadium* DC. indigenous to Armenia (*Apiaceae—Apioideae*). (2 textfigures). (1674). — **N. L. Feldmann, Z. T. Artiushenko** and **G. G. Shukhtina.** Cellular heat resistance in certain species of different genera of *Amaryllidaceae.* (3 textfigures). (1678). — **V. M. Shvetzova.** The temperature dependence of the photosynthesis in certain Arctic plants. (1 textfigure). (1683). — **V. G. Yudin.** The significance of the temperature factor for the germination of seeds of two maple species at different stages of cold stratification. (2 textfigures). (1689).

REVIEWS . . . 1693

O. S. Grebenshchikov. *M. M. Jankovich.* Phytoecology with fundamentals of Phytocoenology and a survey of the types of vegetation of the Globe. 1967. (000). — **A. M. Grodzinsky** and **V. P. Ivanov.** *V. G. Karpov.* The experimental phytocoenology of the dark coniferous taiga. (1696).

PERSONALIA . . . 1699

B. N. Norin, N. P. Guricheva a. **J. M. Belorusova.** Vera Danilovna Alexandrova (for her 60th birthday). (1699).

SCIENCE ABROAD . . . 1705

A. K. Skvortzov. A visit to Denmark. (3 textfigures). (1705).

CHRONICLE . . . 1713

V. M. Poniatovskaya, V. N. Makarevich, A. O. Jalilova, V. D. Druzina, V. P. Kirillova, E. D. Miroshnichenko, T. V. Pavlova, I. S. Skalon and **A. I. Smetannikova.** The investigation of the primary productivity of the meadow communities at the Research Station of the Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the U. S. S. R. at Otradnoye (Priozersk District, Leningrad Region) (the information on the work carried out during the period 1967—1969). (1713).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. . . . 1719

A. M. Semenova-Tianshanskaya. A vegetation-conservation Committee of the Botanical Society of the U. S. S. R. (1724). — **V. Y. Chastukhin.** A committee of the Botanical Society of the U. S. S. R. for the control of the biological damage of materials. (1725).

К ст. Ю. В. Гамалея стр. 1571

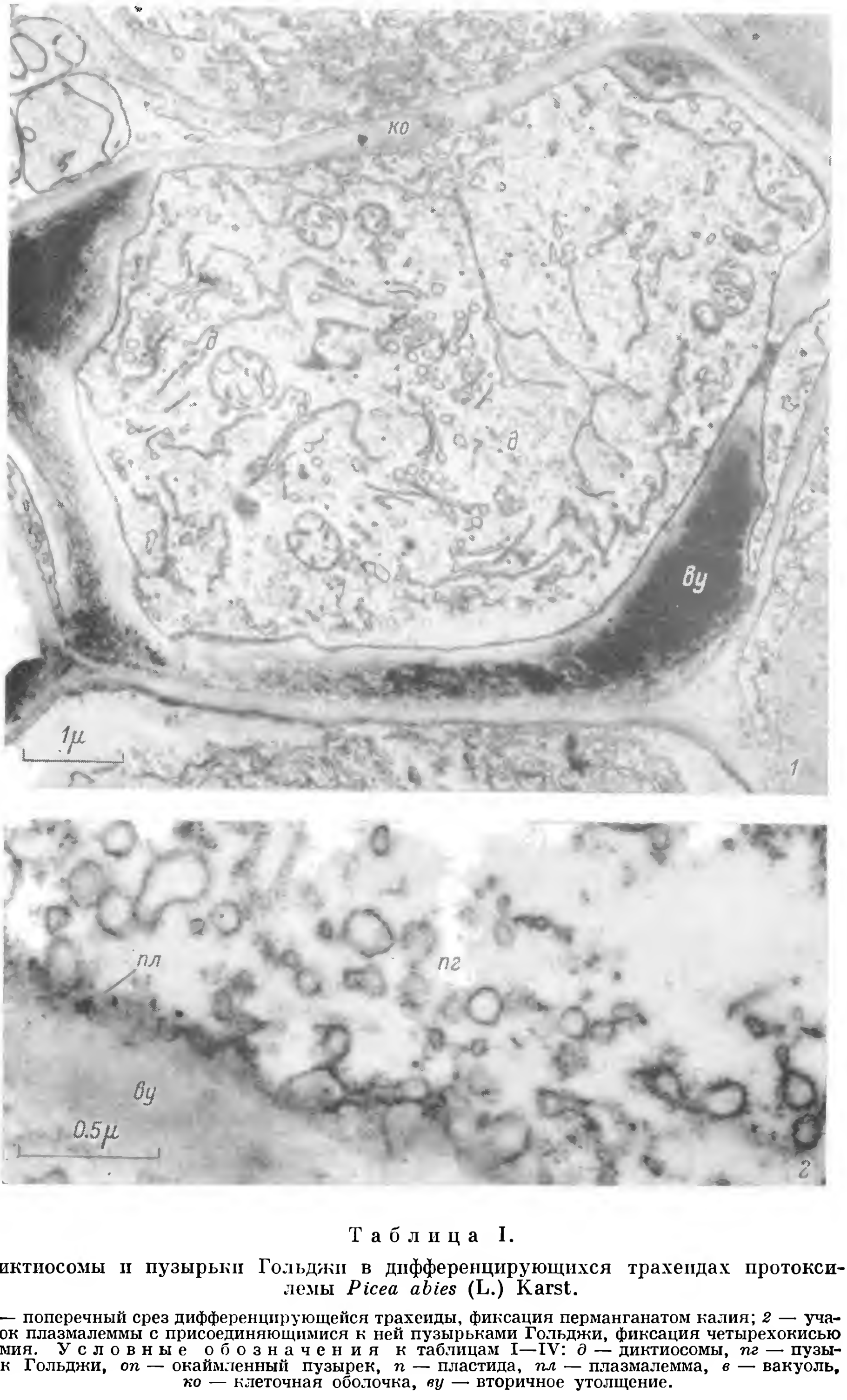


Таблица I.

Диктиосомы и пузырьки Гольджи в дифференцирующихся трахеидах протоксилемы *Picea abies* (L.) Karst.

1 — поперечный срез дифференцирующейся трахеиды, фиксация перманганатом калия; *2* — участок плазмалеммы с присоединяющимися к ней пузырьками Гольджи, фиксация четырехокисью осмия. Условные обозначения к таблицам I—IV: *д* — диктиосомы, *пг* — пузырек Гольджи, *оп* — окаймленный пузырек, *п* — пластида, *пл* — плазмалемма, *в* — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *ву* — вторичное утолщение.

К стр. 1572

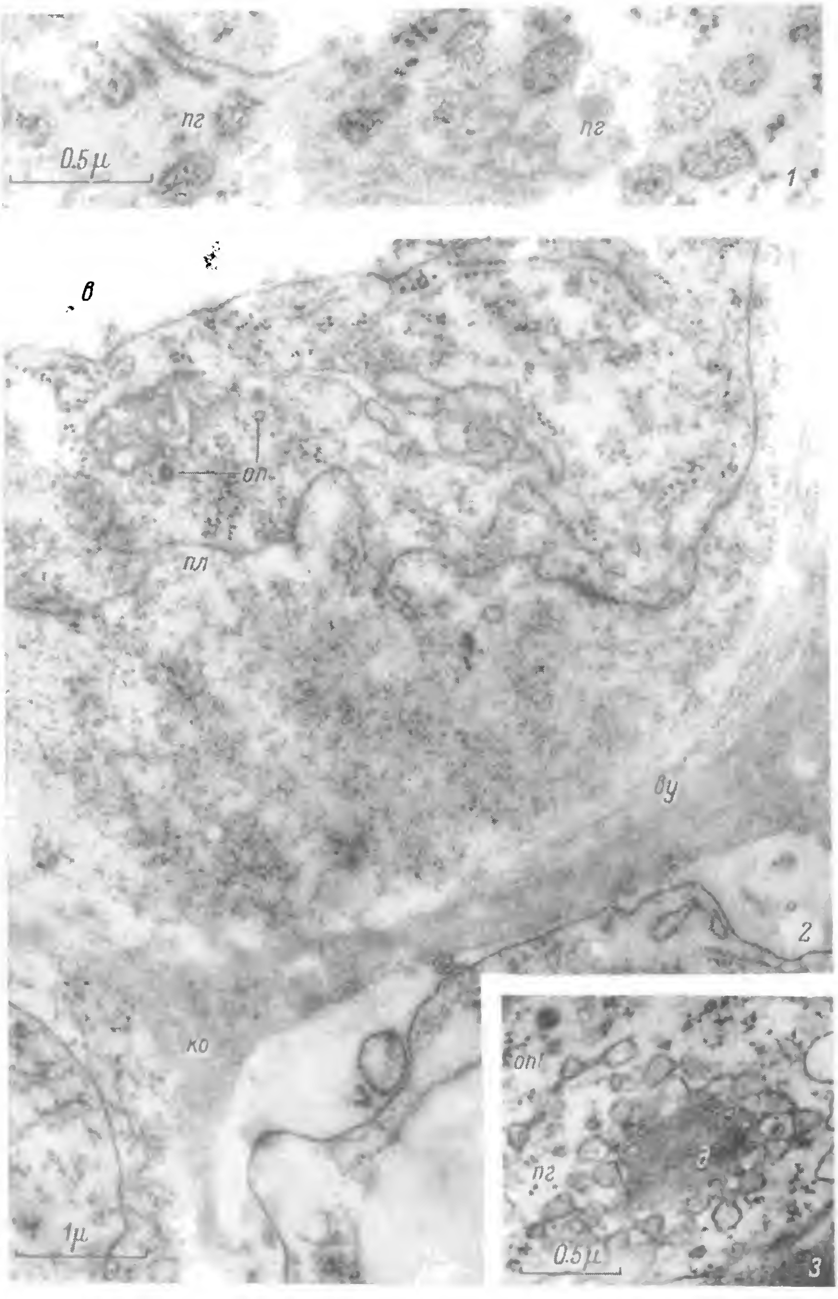


Таблица II.

Структура содержимого пузырьков Гольджи и материала, расположенного между плазмалеммой и оболочкой, после глутаральдегидной фиксации.

1 — штриховатая структура пузырьков Гольджи; *2* — скопление штриховатого материала между плазмалеммой и оболочкой; *3* — диктиосома с формирующимися пузырьками Гольджи (продольное сечение).

К стр. 1572

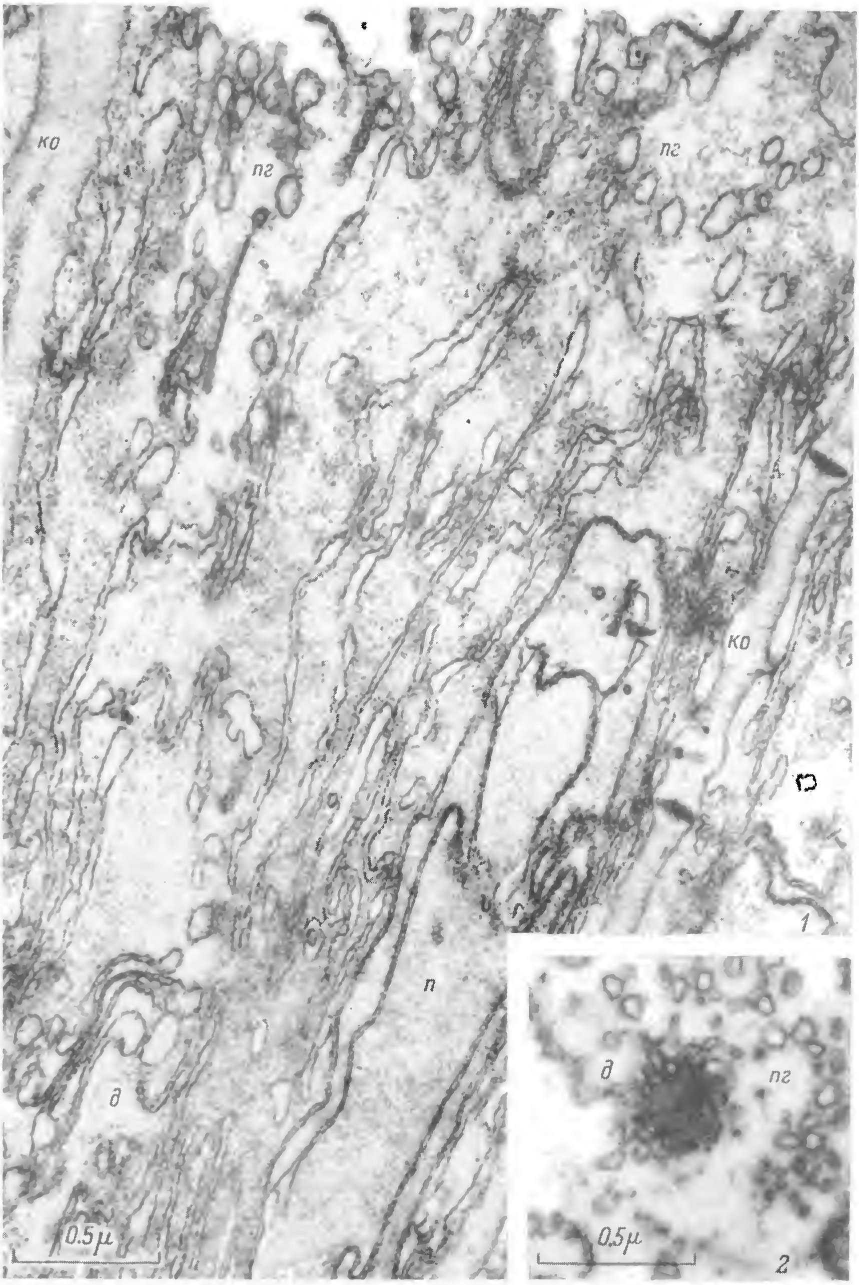


Таблица III.

Структура диктиосом на стадии клеточного растяжения.

1 — фрагмент дифференцирующейся клетки; диктиосомы формируют небольшие (около 0.1 мк) пузырьки Гольджи, фиксация перманганатом калия; *2* — та же стадия, продольное сечение диктиосомы, фиксация четырехокисью осмия.

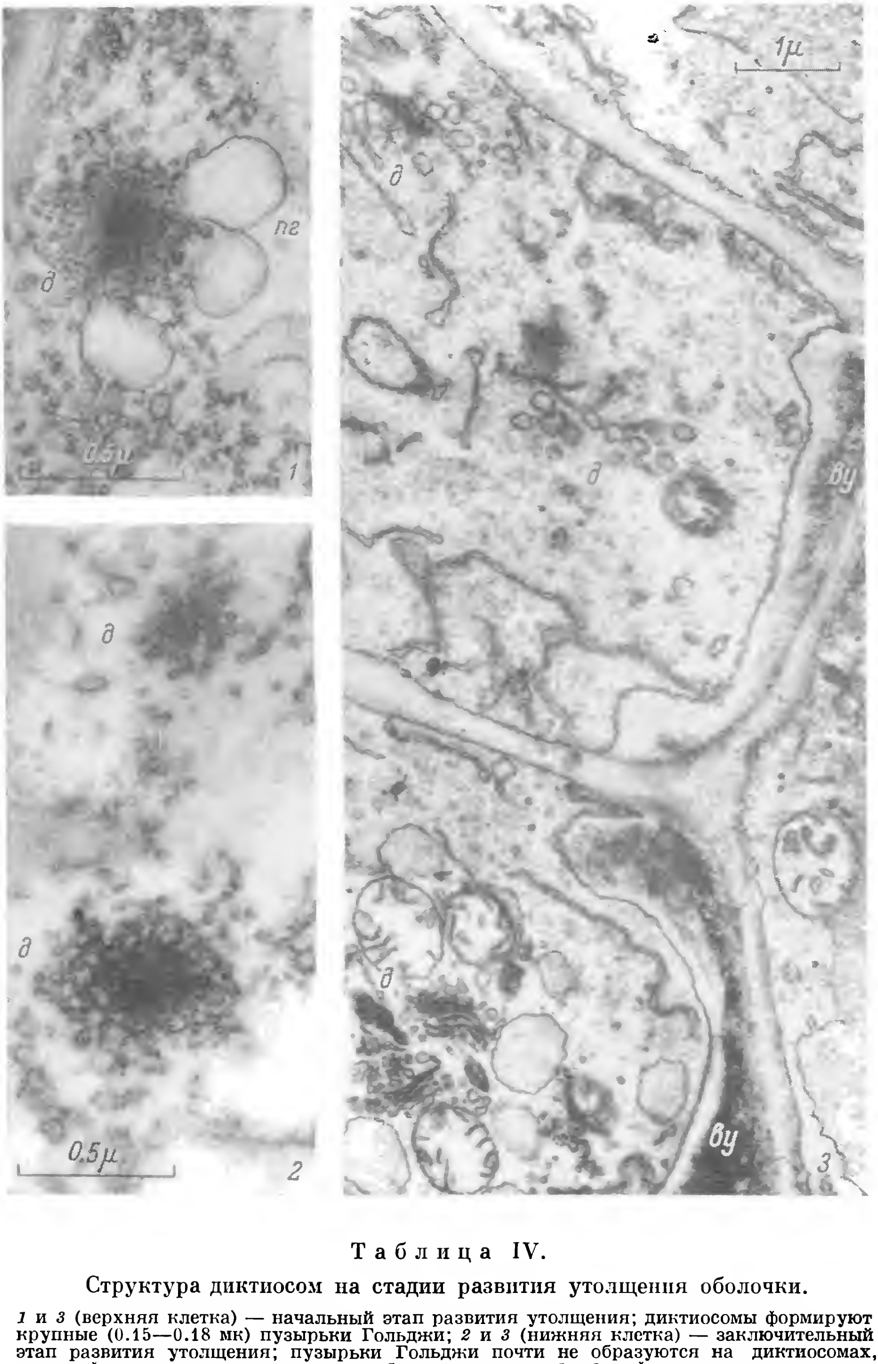
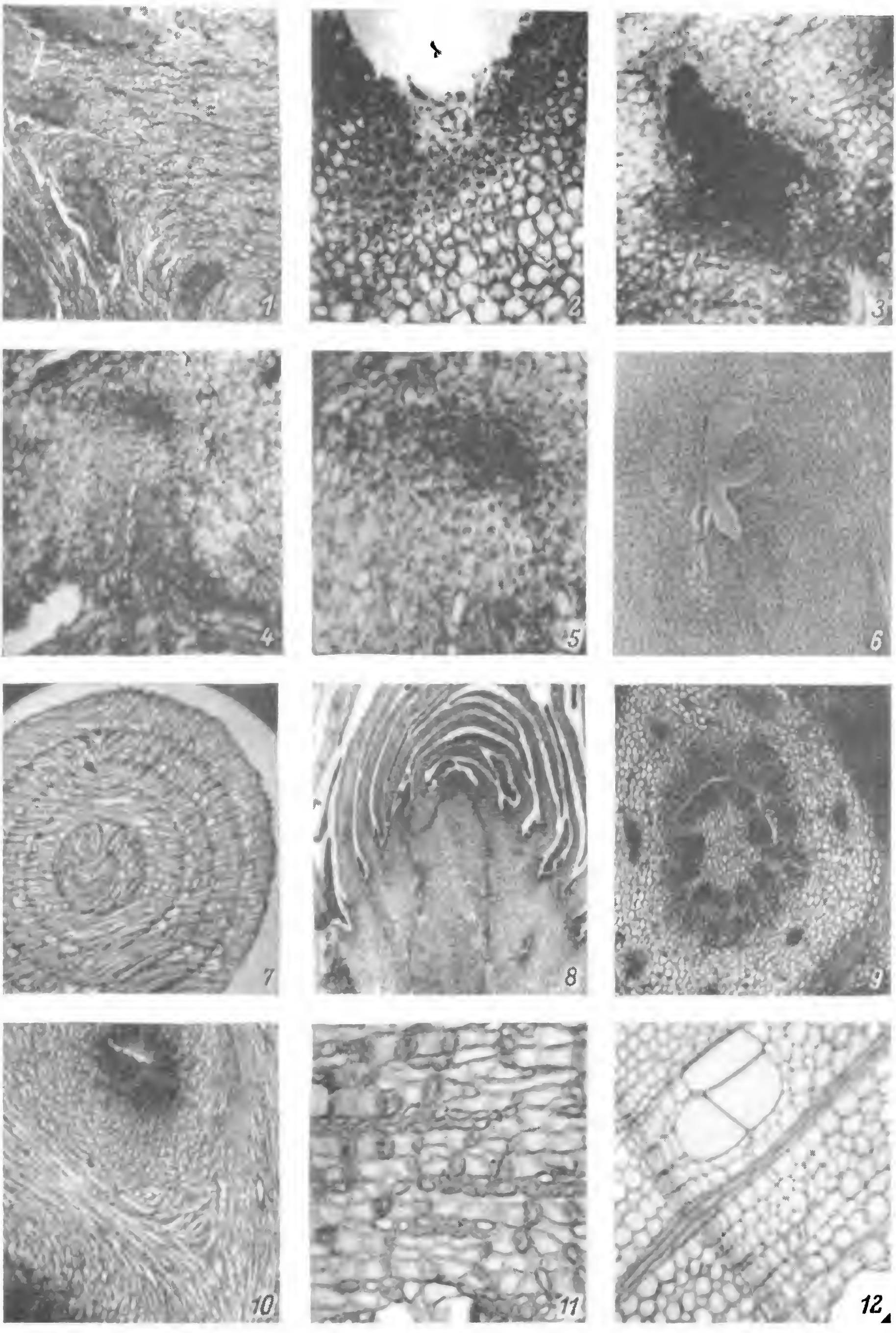


Таблица IV.

Структура диктиосом на стадии развития утолщения оболочки.

1 и *3* (верхняя клетка) — начальный этап развития утолщения; диктиосомы формируют крупные (0.15—0.18 мк) пузырьки Гольджи; *2* и *3* (нижняя клетка) — заключительный этап развития утолщения; пузырьки Гольджи почти не образуются на диктиосомах, по периферии цистерн видны лишь трубчатые элементы; *1* и *2* — фиксация четырехокисью осмия, *3* — фиксация перманганатом калия.

К ст. В. В. Коровина стр. 1577—1583



Расположение элементов и строение древесины капа *Betula pubescens* Ehrh.

1 — луб капа (тангентальный срез); *2* — очаг меристемы, возникший вблизи перидермы; *3* — опробковевший очаг меристемы; *4—5* — развивающийся очаг меристемы, формирование конуса нарастания; *6* — листовые примордии образовавшейся придаточной почки, полость на пути ее продвижения; *7* — древесина сферобласта; *8* — почка капа (окраска гематоксилином указывает на верхушечный рост); *9* — основание почки капа (поперечный срез); *10* — древесина капа со следами почек (тангентальный срез); *11* — древесина капа, мелкие сосуды, паренхима (поперечный срез); *12* — древесина некаповой березы (поперечный срез).

К ст. П. Н. Дорофеева стр. 1598—1599

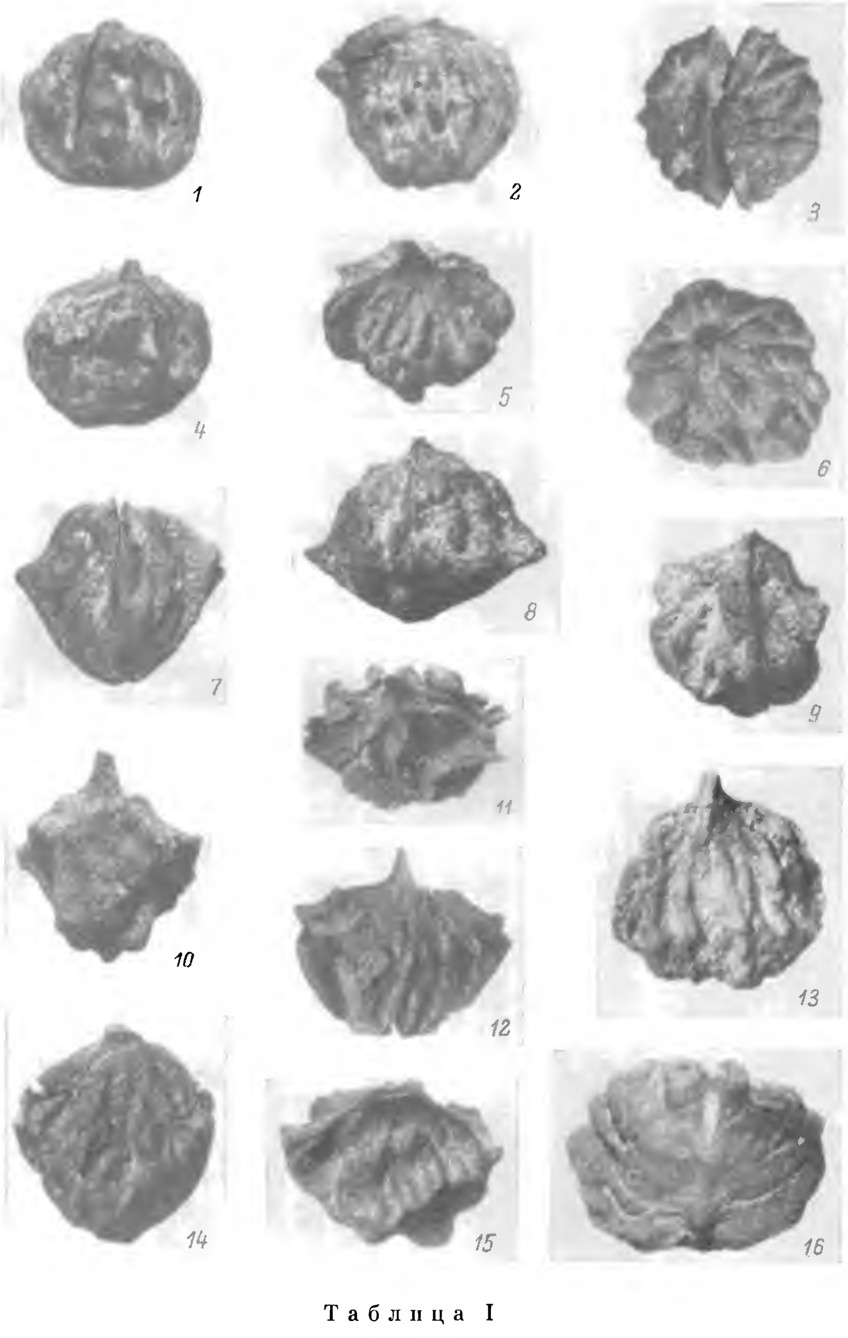


Таблица I

Эндокарпы видов *Cyclocarya*. (Увел. 4.5).

1—6 — *Cyclocarya tavdensis* Dorof., Нижняя Пристань на р. Тавде; *7—9* — *C. tymensis* Dorof., Дунаевский Яр на р. Тым; *10—16* — *C. crassa* (Dorof.) Dorof., Киреевское на Оби.

К стр. 1600—1603

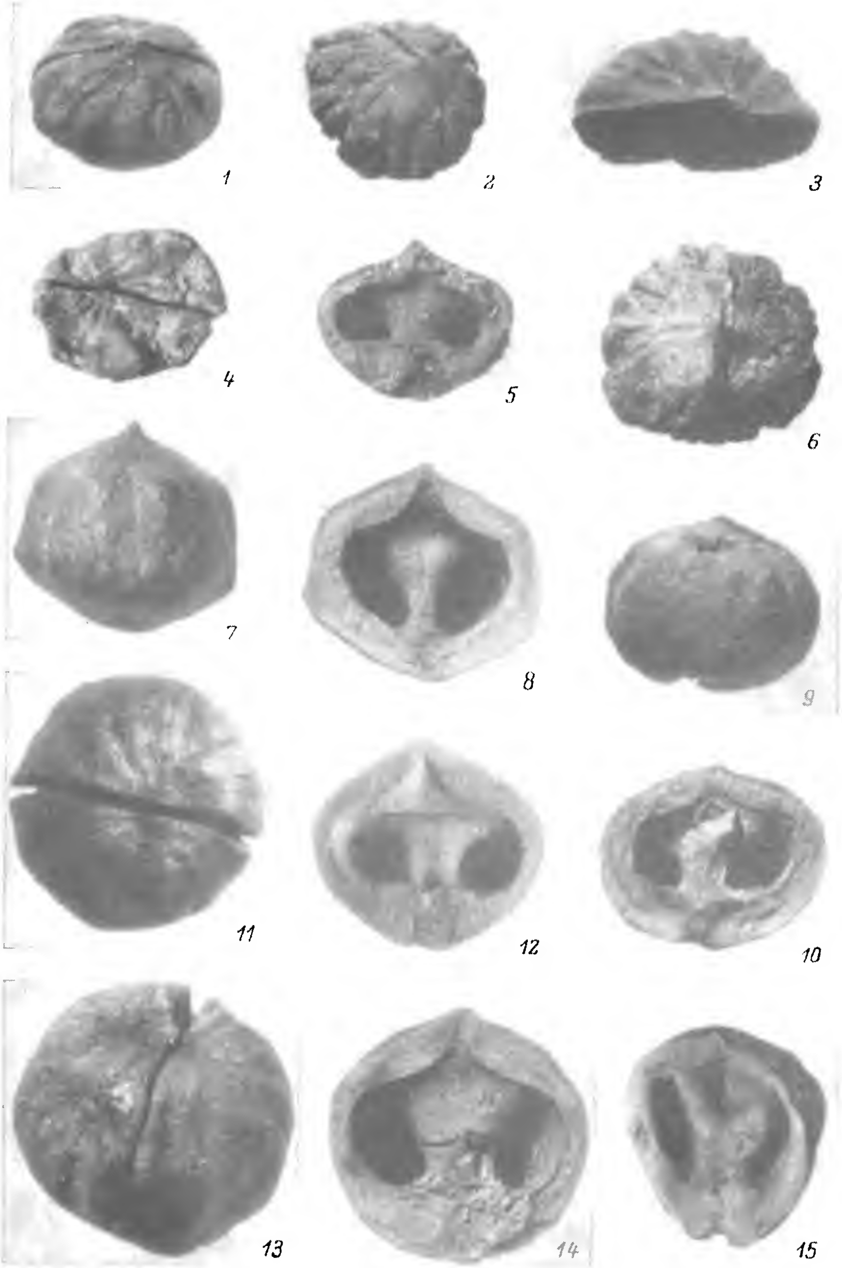
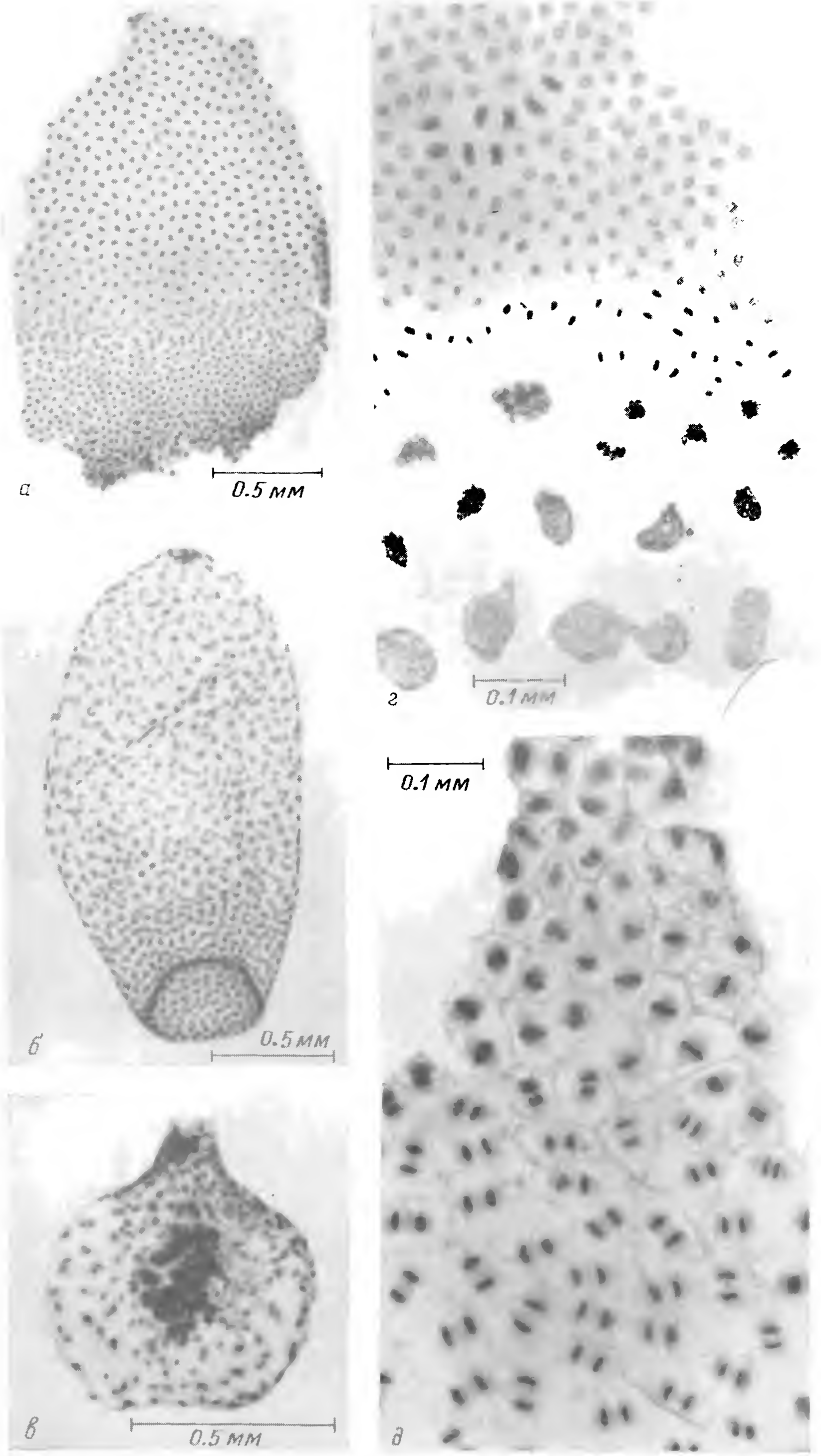


Таблица II

Эндокарпы видов *Cyclocarya* и *Sphaerocarya*. (Увел. 4.5).

1—6 — *Cyclocarya tomskiana* Dorof.; *2*, *3*, *4* — Киреевское на Оби; *1*, *5*, *6* — Реженка на р. Б. Киргизке; *7—10* — *Sphaerocarya uralensis* Dorof., г. Полевской на Урале; *11—15* — *Sph. nikitinii* (Dorof.) Dorof., Киреевское на Оби.

К ст. Т. Ф. Петровой стр. 1664—1665



Картины, наблюдаемые при приготовлении тотальных эмбриологических препаратов эндосперма с применением предлагаемого метода.

а — «пленка» эндосперма *Tulipa tarda* с волной митотических делений (Фёльген+гематоксилин Эрлиха, МБИ-3, 2.5×10); *б* — свободноядерный эндосперм *Gagea lutea* (Фёльген, МБИ-3, 2.5×10); *в* — целый эндоспермальный ценоцит *Triticum aestivum*, видны многочисленные антиподальные клетки с полиплоидными ядрами (Фёльген, МБИ-3, 2.5×10); *г* — топография ядерных аномалий в нуклеарном эндосперме по микропилярно-халазальной оси у *Erythronium sibiricum* (Фёльген+оранжевый Ж, Nf, 10×10); *д* — волна митозов в эндосперме *Triticum aestivum* (Фёльген+лихтгрюн, Nf, 20×10).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

П. Д. Романов. Движения ядер при развитии зародышевого мешка у *Solanum virgultorum* (Bitt.) Card. et Hawkes. (С 1 табл. рис.) 1563

Ю. В. Гамалей. Диктиосомы и формирование оболочки растительной клетки. (С 1 рис. и 4 табл. рис.) 1570

В. В. Коровин. Особенности строения березовых капов. (С 1 табл. рис.) . . . 1575

В. В. Пономарева. Лес как элювиальноустойчивый тип растительности . . . 1585

П. И. Дорофеев. К систематике некоторых ископаемых *Juglandaceae.* (С 2 рис. и 2 табл. рис.) 1596

О. А. Семихатова. Об энергетической эффективности дыхания в неблагоприятных условиях 1605

Е. М. Панкратова. О роли азотфиксирующих синезеленых водорослей и сопутствующих им олигонитрофильных бактерий в фиксации свободного азота 1611

В. М. Андреева. Изменчивость систематических признаков зеленых одноклеточных водорослей в условиях культуры. III. Концентрация среды и размер клеток некоторых видов рода *Chlorella* Beijer. 1619

Н. В. Ловелиус. Влияние извержений вулканов на растительность Камчатки. (С 2 рис.) 1630

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1634

А. А. Гербих, С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова, Т. К. Юрковская. Карта растительности СССР м. 1 : 2 500 000 (принципы, методы, состояние работы по европейской части страны). (1634). — **С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова, Т. К. Юрковская.** Легенда к «Карте растительности европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000 в пределах Восточно-европейской равнины. (1643). — **Т. Ф. Петрова.** Метод приготовления тотальных эмбриологических препаратов эндосперма. (С 1 табл. рис.). (1662).

СООБЩЕНИЯ 1666

Д. Н. Сен. О новом стимуле к образованию соцветий у *Euphorbia caducifolia* Haines. (С 1 рис.). (1666). — **А. С. Иваненко.** О применении закона гомологических рядов в тератологии. (С 3 рис.). (1667). — **Ю. С. Григорьев** и **Л. М. Разумова.** К вопросу о генетических связях флоры литоралей и флоры пустынь. (1670). — **В. М. Виноградова.** Кариосистематическое изучение видов рода *Grammosciadium* DC., произрастающих в Армении (*Apiaceae — Apioideae*). (С 2 рис.). (1674). — **Н. Л. Фельдман, З. Т. Артюшенко** и **Г. Г. Шухтина.** Теплоустойчивость клеток представителей некоторых родов сем. *Amaryllidaceae.* (С 3 рис.). (1678). — **В. М. Швецова.** Зависимость фотосинтеза некоторых растений Арктики от температуры. (С 1 рис.). (1683). — **В. Г. Юдин.** Роль температурного фактора в прорастании семян двух видов клена на разных этапах холодной стратификации. (С 2 рис.). (1689).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1693

О. С. Гребенщиков. *М. М. Янкович.* Фитоэкология с основами фитоценологии и обзором типов растительности земного шара. 1967. (1693). — **А. М. Гродзинский** и **В. П. Иванов.** *В. Г. Карпов.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. (1696).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1699

Б. Н. Норин, Н. П. Гуричева и **Ж. М. Белорусова.** Вера Даниловна Александрова. (К 60-летию со дня рождения). (1699).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ 1705

А. К. Скворцов. Поездка в Данию. (С 3 рис.). (1705).

ХРОНИКА 1713

В. М. Понятовская, В. Н. Макаревич, А. О. Джалилова, В. Д. Друзина, В. П. Кириллова, Е. Д. Мирошниченко, Т. В. Павлова, И. С. Скалон, А. И. Сметанникова. Изучение первичной продуктивности луговых сообществ на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Приозерский район Ленинградской области) (информация о работе 1967—1969 гг.). (1713).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1719

А. М. Семенова-Тян-Шанская. Комиссия ВБО по охране растительности. (1724).— **В. Я. Частухин.** Комиссия ВБО по биологическим повреждениям материалов. (1725).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

ПРИНИМАЕТСЯ ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛЫ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА» НА 1971 ГОД

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Биофизика	6	10—80
Биохимия	6	12—60
Ботанический журнал	12	18—00
Вопросы ихтиологии	6	9—00
Доклады Академии наук СССР. Серия биологическая	12	9—72
Генетика	12	18—00
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	6	10—50
Журнал общей биологии	6	7—20
Журнал эволюционной биохимии и физиологии	6	5—10
Зоологический журнал	12	18—00
Известия Академии наук СССР. Серия биологическая	6	9—00
Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биолого-медицинских наук	3	2—10
Лесоведение	6	4—50
Микология и фитопатология	6	5—40
Микробиология	6	9—00
Молекулярная биология	6	7—50
Онтогенез	6	6—30
Палеонтологический журнал	4	6—00
Паразитология	6	4—50
Почвоведение	12	18—00
Прикладная биохимия и микробиология	6	6—00
Радиобиология	6	7—50
Растительные ресурсы	4	5—00
Успехи современной биологии	6	6—00
Успехи физиологических наук	4	5—40
Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	12	18—00
Физиология растений	6	12—60
Цитология	12	16—20
Экология	6	6—30
Энтомологическое обозрение	4	9—00

Подписка на перечисленные журналы принимается без ограничений в пунктах приема подписки «Союзпечать», отделениях связи, городских и районных узлах связи, на почтамтах, а также общественными распространителями печати на предприятиях, в учреждениях и организациях.